

Tartu Ülikool
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut
Botaanika õppetool

Madli Jõks

**OOKEANISAARESTIKE ELURIKKUS: ARVUTISIMULATSIOONI
VASTAVUS TEGELIKKUSELE**

Magistritöö

Juhendaja: prof. Meelis Pärtel

Tartu 2014

Sisukord

| | |
|---|----|
| Sissejuhatus..... | 3 |
| 1. Teoreetiline ülevaade..... | 5 |
| 1.1. Saarte liigirikkust kujundavad tegurid..... | 5 |
| 1.2. Saarte liigirikkust kujundavad protsessid: saarte biogeograafia teooria areng | 6 |
| 1.3. Mudelite ja arvutisimulatsioonide kasutamine makroökoloogias ja saarestike uurimisel ... | 9 |
| 2. Töö eesmärgid ja hüpoteesid | 11 |
| 3. Materjal ja metoodika | 12 |
| 3.1. Töö ülesehitus..... | 12 |
| 3.2. Käsitletud saarestikud..... | 12 |
| 3.3. Lähtekood | 18 |
| 3.4. Läbiviidud simulatsioonid | 22 |
| 3.5. Andmetöötlus..... | 27 |
| 4. Tulemused..... | 29 |
| 4.1. Biogeograafiliste faktorite olulisus liigirikkuse kujunemisel: hüpoteetilised saarestikud. | 29 |
| 4.2. Ookeanisaarestike liigirikkuse tekkimine: tegelike saarestike mudelid | 29 |
| 5. Arutelu..... | 42 |
| 5.1. Parameetrite ja protsesside olulisusest | 42 |
| 5.2. Peamised järeldused | 49 |
| 5.3. Võimalused mudeli täpsustamiseks ja edasised uurimisküsimused | 49 |
| Kokkuvõte..... | 51 |
| Biodiversity on oceanic islands: how computer simulations apply to reality?..... | 53 |
| Tänuavaldused..... | 55 |
| Kirjandus | 56 |
| Lisa 1. Simulatsioonide lähtekood | 60 |
| Lisa 2. Töö esimese osa simulatsioonide koodid..... | 65 |
| Lisa 3. Töö teise osa simulatsioonide koodid..... | 68 |

SISSEJUHATUS

Maailma saared, sealhulgas eriti ookeanisaared, on sajandeid olnud loodusteadlaste eriliseks huviobjektiks. Tänu nende eripärastele omadustele, nagu hea piiritletavus, isolatsioon ja geoloogiline dünaamilisus, on saarte biogeograafia andnud olulise panuse ökoloogia- ja evolutsiooniteaduste arengusse (Emerson 2002, Whittaker ja Fernandez-Palacios 2007).

Hoolimata kauaaegsest tähelepanust ja rohkest ookeanisaartel tehtud teadustööst on seni mitmed saarelise liigirikkuse kujunemist puudutavad küsimused ühese vastuseta. Näiteks on väga paljud maailma saartel tehtud tööd näidanud tugevat seost liigirikkuse ja pindala vahel (nt Roos jt 2004, Price 2004, Kreft jt 2008), ent vaidlusi põhjustab endiselt nii see, milline täpselt on selle matemaatiline ja ökoloogiline tõlgendus (nt Preston 1962, Rosenzweig 1995, Lomolino ja Weiser 2001, Tjorve 2003), kui ka see, kas ja kui suurt rolli mängivad pindala kõrval teised tegurid, nagu isolatsioon, saare vanus või elupaikade mitmekesisus (nt Triantis jt 2008, Weigelt ja Kreft 2012). Palju kõneainet on pakkunud ka isolatsiooni parameetri uurimine ning võimalus, et selle ökoloogiliselt realistlikum defineerimine võiks suurendada isolatsiooni seletusvõimet liigirikkuse kirjeldamisel (nt Diver 2008, Weigelt ja Kreft 2012). Samuti arutletakse endiselt aktiivselt selle üle, millises vahekorras mängivad saarelise liigirikkuse tekkimise juures rolli sisseränne ja kohapealne liigiteke (nt Heaney 2000, Losos ja Schluter 2000, Heaney 2007).

Lisaks sellele otsitakse ja pakutakse saarte liigirikkuse uurimiseks jätkuvalt uusi teoreetilisi, matemaatilisi ja statistilisi vahendeid (nt Sanmartin jt 2008, Gravel jt 2011, Gray ja Cavers 2014). Koos arvutiteaduste ja arvutite võimsuse arenemisega on võimalikuks saanud ja tasapisi populaarsust kogumas ka arvutisimulatsioonide kasutamine saarte biogeograafia uurimiseks. Selles valguses on ookeanisaarestike liigirikkuse temaatikaga tegelemine endiselt päevakohane ja väljakutsuv.

Käesoleva magistritöö eesmärgiks oli uurida isendipõhise arvutisimulatsiooni abil erinevate biogeograafiliste faktorite ja protsesside osatähtsust ookeanisaarestike seemnetaimede liigirikkuse kujunemisel. Töös kasutatud tõlked ingliskeelsetele põhimõistetele ja teooriatele, mis ei ole eesti keeles veel juurdunud, on toodud tabelis 1.

Tabel 1. Töös kasutatud tõlked ingliskeelsetele põhimõistetele ja teooriatele.

| Kasutatud eestikeelne mõiste | Ingliskeelne mõiste | Selgitus |
|--|--|--|
| agendipõhised arvutisimulatsioonid | <i>agent-based models, ABM</i> | arvutisimulatsioonide klass, mis kasutab iseseisvalt opereerivate üksuste ehk nn agentide tegutsemist ja omavahelisi interaktsioone jälgendamaks süsteemi kui terviku toimimist (Axelrod 1997, Parker jt 2003) |
| isendipõhised arvutisimulatsioonid | <i>individual-based model</i> | ökoloogilise sisuga agendipõhised arvutisimulatsioonid, kus agentideks võivad olla isendid, aga ka populatsioonid või osapopulatsioonid (nt Xiao jt 2010) |
| saarte biogeograafia tasakaaluteooria | <i>equilibrium theory of island biogeography</i> | juhtiv teooria saarte biogeograafias, mille järgi liikide sissetulek saarele sõltub saare isolatsioonist ja väljasuremine saare suuruselt ning sissetulek ja väljasuremise vahel tekib dünaamiline tasakaal (MacArthur ja Wilson 1967) |
| sihtmärgi pindala hüpotees | <i>target area hypothesis</i> | teooria, mille järgi sissetulek suurematele saartele on suurem (Gilpin ja Diamond 1976) |
| ookeanisaarte biogeograafia dünaamiline üldteooria | <i>general dynamic theory of oceanic island biogeography</i> | teooria, mis lisab saarte biogeograafia teooriale liigitekke ning muutused biogeograafiliste protsesside omavahelises osatähtsuses saare eluea jooksul (Whittaker jt 2008) |
| saarte biogeograafia üldistatud mudel | <i>a generalized model of island biogeography</i> | teooria, mis lisab saarte biogeograafia teooriale evolutsiooni ja seda mõjutavad faktorid ning arvestab ka saare pindala muutumisega ajas (Chen jt 2011) |
| troofiline saarte biogeograafia teooria | <i>trophic theory of island biogeography</i> | teooria, mis laiendab saarte biogeograafia teooriat nii, et see võtab arvesse liikide vahelisi troofilisi interaktsioone ja ei eelda liikide identsust (Gravel jt 2011) |
| saarelise zoogeograafia liigipõhine teooria | <i>a species-based theory of insular zoogeography</i> | saarelise zoogeograafia jaoks pakutud mudel, mis ei eelda tasakaalu tekkimist sissetulek ja väljasuremise vahel ja arvestab liikide omavaheliste interaktsioonide ja liikide erinevustega (Lomolino 2000c) |
| üldine simulatsioonimudel makroökoloogia jaoks | <i>general simulation model, GSM</i> | arvutisimulatsioon liigitekke, liikide leviku ja väljasuremise uurimiseks suurel skaalal (Gotelli jt 2009) |
| elurikkuse ja biogeograafia ühendatud neutraalne teooria | <i>the unified neutral theory of biodiversity and biogeography</i> | teooria, mille järgi liigid on üksteisega sarnased, mistõttu nendevaheline konkurents puudub (Hubbell 2001) |

1. TEOREETILINE ÜLEVAADE

1.1. SAARTE LIIGIRIKKUST KUJUNDAVAD TEGURID

Pindala

Liigirikkuse-pindala seost on tihti nimetatud kõige kehtivamaks seaduspäraks ökoloogias (Schoener 1976, Lomolino 2000b). Kõige enam kasutatav funktsioon selle seose kirjeldamiseks on Arrheniuse (1921) mudel, mille kehtivust looduses on aastakümnete jooksul korduvalt näidatud. Selle järgi valitseb sarnase kliimaga regiooni sees elupaiga pindala ja liigirikkuse vahel positiivne seos $S=CA^z$, (S - liikide arv, A - pindala, C - parameeter, mis sõltub taksonist ja biogeograafilisest regioonist, z - parameeter, mille väärtused on saadud empiiriliselt, saarestikes jääb enamasti vahemikku 0,25 – 0,45 (Rosenzweig 1995)). Kuna pindala ja liigirikkuse seost peetakse kindlaks seaduspäraks, soovitatakse teiste tegurite mõju leidmiseks uurida, kui suurt osa saarte liigirikkuse erinevustest pindala-liigirikkuse seos üksi ei seleta (Rosenzweig 1995, Price 2004).

Isolatsioon

Saare või saarestiku isolatsiooni all mõistetakse enamasti kaugust liikide päritolualast (MacArthur ja Wilson 1967). Kaugus kas mandrist või teistest saartest määrab tõenäosuse, kui palju liike saarele jõuab: mida isoleeritum on saar, seda väiksem on tõenäosus, et liigid sinna jõuavad, ja seda väiksem on sissetulek saarele (MacArthur ja Wilson 1967). Samuti suureneb isolatsiooni suurenedes tõenäosus liigi juhuslikuks väljasuremiseks (Hanski 1998).

Saare vanus, kõrgus merepinnast ja elupaikade mitmekesisus

Need kolm tegurit on omavahel tihedalt seotud. Saare elupaikade mitmekesisus sõltub nii saare kõrgusest kui ka vanusest ning saare kõrgus sõltub omakorda samuti saare vanusest. Näiteks Hawaii saarte vanimad vulkaanid on täielikult kulutatud ning kogu saarte pinda katab korallilise päritoluga lubjakiviliiv, sama saarestiku noorimal saarel Hawaiil katavad suurt osa maapinnast laavaväljad (Price 2004). Seevastu saarestiku keskmise vanusega saared on erodeerumise käigus omandanud mitmepalgelise maastiku kanjonite, ojade ja settetasandikega (Price 2004). Seega muutub saar mõnda aega pärast teket elupaikade poolest mitmekesisemaks ning liigirikkus suureneb, kuni nii liigirikkus, liigiteke kui ka topograafiline mitmekesisus saavutavad maksimumi saare arengutsükli keskel (Whittaker jt 2008). See langeb enamasti kokku ka saare kõrguse maksimumiga.

Saare vanus võib saare liigirikkust usutavasti mõjutada ka iseseisvalt, ilma elupaikade rohkuse mõjuta, kuna vanemad saared on kauem olnud võimalikele migrantidele eksponeeritud ja seal on kauem saanud toimuda uute taksonite teke (Borges ja Brown 1999, Zobel jt 2011).

1.2. SAARTE LIIGIRIKKUST KUJUNDAVAD PROTSESSID: SAARTE BIOGEOGRAAFIA TEOORIA ARENG

Saarte biogeograafia juhtivaks paradigmat on juba aastakümneid olnud ameerika ökoloogide Robert H. MacArthuri ja Edward O. Wilsoni 1967. aastal ilmunud saarte biogeograafia tasakaaluteooria, mis seletab liigirikkuse mustreid ookeanisaartel liikide sissetõu ja väljasuremise vahel tekkiva dünaamilise tasakaaluga. Enne nende revolutsiooniliseks osutunud teooriat oli saarte biogeograafias valitsev olnud n-õ staatiline arusaam: saareline kooslus püsib ökoloogilises ajas muutumatuna ja muutub vaid pikaajalise evolutsioonilise protsessi käigus (Lomolino jt 2006). MacArthuri ja Wilsoni saarte biogeograafia tasakaaluteooria järgi sõltub uute liikide sissetõu saarele saare isolatsioonist ja liikide väljasuremine saare suuruselt. Kuna nii liikide väljasuremise tõenäosus kui ka tõenäosus, et saarele jõudev isend on uuest liigist, sõltuvad ka olemasolevate liikide arvust saarel, tekib kahe protsessi vahel dünaamiline tasakaal. See tähendab, et liikide arv saarel ei tohiks pärast tasakaalu saavutamist oluliselt muutuda, küll aga võib muutuda liigiline koosseis. Saarte biogeograafia tasakaaluteooria oli esimene, mis ühendas terviklikuks teooriaks liigirikkuse-pindala seose, liigirikkuse-isolatsiooni seose ning dünaamilise seose rände- ja väljasuremisprotsesside vahel ning pälvis seetõttu rohkelt tähelepanu ning palju rakendamist edasistes teadustöödes (Losos ja Ricklefs 2009). Ent nagu mitte ükski teine teooria, ei kirjelda ka see mudel ühtviisi paikapidavalt kõiki erinevaid saarestikke ega kogu looduses esinevat varieeruvust. Aastakümnete jooksul on toodud välja selle teooria mitmeid kitsaskohti rakendamisel erinevates saarestikes või erinevate liigirühmade puhul.

Esiteks eeldab MacArthuri ja Wilsoni teooria, et saarekooslused on tasakaalus või jõuavad selleni oma eluea jooksul. Paljud hilisemad publikatsioonid näitavad aga kasvavat huvi ka ookeanisaarte mittetasakaalulise käitumise vastu (nt Bush ja Whittaker 1991, Heaney 2000, Brown ja Lomolino 2000). Bush ja Whittaker (1991) väidavad, et vulkaanilise saare koosluse jõudmine tasakaaluni võib võtta niivõrd kaua aega, et aeg-ajalt toimuvad vulkaanipursked võivad takistada süsteemi kunagi tasakaaluni jõudmast.

Teiseks tasakaaluteooria vaieldavaks eelduseks on, et sissetõu sõltub vaid saare isolatsioonist ning väljasuremine vaid saare suuruselt. Neid protsesse mõjutavad faktorid ei pruugi tegelikult

olla erinevad ja üksteisest sõltumatud. Liikide väljasuremise tõenäosus võib lisaks pindalale sõltuda ka saare isolatsioonist, kuna lähematele saartele jõuab rohkem isendeid ka seal juba olemasolevatest liikidest, mis väldib nende liikide kadumist saarelt (Hanski 1998, Lomolino jt 2006). Samamoodi võib sissetõukumäär olla positiivselt seotud pindalaga, kuna suuremad saared on paremini nähtavad aktiivsetele levijatele ja tõenäolisemad maandumiskohad passiivsetele levijatele (sihtmärgi pindala hüpotees, Gilpin ja Diamond 1976).

Kolmandaks käsitleb saarte tasakaaluteooria nii liike kui ka saari (muus osas kui suurus ja isolatsioon) identsetena. Mitmed tööd (nt Lomolino 2000a) on aga näidanud, et erinevused liikide ja saarte vahel võivad tihti olla väga olulised. Liigid erinevad oma ökoloogiliste suhete poolest teiste liikide ja abiootilise keskkonnaga, mistõttu on neil erinevad eeldused saartele jõudmiseks ja neil püsijäämiseks (Brown ja Lomolino 2000). Ka saarte omadused, nagu paiknemine hoovuste suhtes, ümbritseva mere jäätumine jms, mis määravad barjääride läbitavust, keskkonna heterogeensust ja häiringurežiimi, võivad mõjutada koloniseerijate edukust ning olemasolevate liikide püsijäämist (Brown ja Lomolino 2000).

Neljanda kitsaskohana MacArthuri ja Wilsoni mudelis on välja toodud kohapealse liigitekke ignoreerimist (nt Lomolino 2000a, Heaney 2000), kuid see etteheide on vaid pooleldi õige. Kitsama käsitluse järgi on nende saarte biogeograafia tasakaalumudelis saareline liigirikkus tõesti vaid sissetõumise ja väljasuremise vahel tekkiva dünaamilise tasakaalu tulemus, ent oma teoses (MacArthur ja Wilson 1967) käsitlesid nad tegelikult ka evolutsiooni rolli liigirikkuse tekkimisel saartel. Laialt kasutusele võetud mudelist jätsid nad selle välja põhjendusega, et liigitekke muutub oluliseks vaid suurtel ja väga isoleeritud saartel.

Hiljem on mitmed teooriad rõhutanud liigitekke olulisust saarelise liigirikkuse tekkimises (nt Heaney 2000, Losos ja Schluter 2000, Heaney 2007) ja leitakse, et praeguste teadmiste ja uurimisküsimuste juures võib liigitekke eiramine saarte liigirikkuse uurimisel osutada väga eksitavaks (Lomolino 2000a). Mitmed tööd on leidnud, et tegelikkuses võib liigitekke toimuda samas ajaskaalas sissetõumega ja olla samasuguse kvantitatiivse tähtsusega liigirikkuse tekkimisel kui sissetõume ja väljasuremine (Heaney 2000, Carroll jt 2007). Eriti oluline on seda arvesse võtta seetõttu, et liigitekke ei ole tõenäoliselt käsitletav lihtsalt kui üks sissetõumise vorm, kuna see käitub viimasest erinevalt. Vastupidiselt sissetõumisele on evolutsioon seda kiirem, mida isoleeritum on saar, mistõttu ei jää äärmiselt isoleeritud ookeanisaared liigivaesteks, nagu ennustaks MacArthuri ja Wilsoni teooria (Heaney 2000, Zobel jt 2011). Selle tõestuseks võib pidada ka suurt endeemide osakaalu saarelistes kooslustes (Kier jt 2009). Whittakeri jt (2008)

ookeanisaarte biogeograafia dünaamilise üldteooria järgi muutub ookeanisaartel sisserände, liigitekke ja väljasuremise omavaheline vahekord aja jooksul saare arengutsükli käigus. Kui saar on piisavalt isoleeritud, muutub kohalik liigiteke pärast ookeanisaare teket võrreldes sisserändega järjest olulisemaks liigirikkuse tekkeprotsessiks, kuni saavutab maksimumi saare arengutsükli keskel. Mida isoleeritum on saar või saarestik, seda olulisemaks võib kohaliku liigitekke roll kujuneda.

Seega on hakatud kõhklema, kas MacArthuri ja Wilsoni kunagi revolutsiooniliseks osutunud mudel on enam sobiv töövahend modernse ökoloogia jaoks. Juba paarkümmend aastat räägitakse evolutsiooni integreerimisest tasakaaluteooriasse ning vajadusest uue teoreetilise mudeli järele kui saarte biogeograafia kesksest probleemist (nt Brown ja Lomolino 2000, Lomolino 2000a, Heaney 2007). Heaney (2007) sõnul peaks uus paradigma arvestama nii kauglevi- kui ka vikareerimissündmustega, saarestikusiseste lahknemissündmuste ja liikidevaheliste erinevustega. Hoolimata ilmsest vajadusest ei ole siiski jõutud ühegi tervikliku ja lihtsa uue teooriani, mis oleks valmis MacArthuri ja Wilsoni teooriat troonilt lükkama, uusi mudeleid ja käsitlusi on aga pakutud küll.

Whittakeri jt (2008) ookeanisaarte biogeograafia dünaamiline üldteooria lisab MacArthuri ja Wilsonile teooriale liigitekke ja muutused biogeograafiliste protsesside omavahelises osatähtsuses saare eluea jooksul. Sisuliselt sarnane on ka Cheni jt (2011) saarte biogeograafia üldistatud mudel, mis samuti lisab saarte biogeograafia teooriale evolutsiooni ja seda mõjutavad faktorid ning arvestab ka saare pindala muutumisega ajas. Graveli jt (2011) troofiline saarte biogeograafia teooria laiendab saarte biogeograafia teooriat nii, et see võtab arvesse liikide vahelisi troofilisi interaktsioone ja ei eelda liikide identsust.

Kui teised mudelid tegelevad enamasti siiski MacArthuri ja Wilsoni teooria täiendamisega, siis Lomolino (2000c) on saarelise zoogeograafia jaoks välja pakkunud liigipõhise teooria, mida ta nimetab lausa alternatiiviks MacArthuri ja Wilsoni tasakaaluteooriale. Selle teooria peamiseks eripäraks on, et see ei eelda tasakaalu tekkimist sisserände ja väljasuremise vahel. Lisaks arvestab mudel liikide erinevustega immigreerumis- ja ellujäämisvõimekuses ning liikide omavaheliste interaktsioonidega. Samas toimib see mudel vaid ökoloogilisel ajaskaalal (ei sisalda evolutsiooni) ning on esialgu mõeldud vaid zoogeograafiliste mustrite uurimiseks, kuigi autor toonitab, et mudel ei sea otseseid piiranguid rakendamiseks ka botaanikas.

1.3. MUDELITE JA ARVUTISIMULATSIOONIDE KASUTAMINE MAKROÖKOLOOGIAS JA SAARESTIKE UURIMISEL

Saarte biogeograafias on üheks enim kasutatud meetodiks korrelatsioonide leidmine elurikkuse parameetrite ja seda potentsiaalselt mõjutanud faktorite vahel, kuid sellisel meetodil on ka mõningad puudused. Enamasti ei ole korrelatiivsete meetodite abil võimalikud kvantitatiivsed ennustused ja tihti ei arvesta need ka mitmete faktorite vahel toimivaid võimalikke koosmõjusid (Gotelli 2009). Seetõttu tuleb seoste leidmisel alati arvestada tõsiasjaga, et ükskõik kui tugev seos ei pruugi siiski tähendada põhjuslikku seost uuritud muutujate vahel.

Alternatiiviks on mudelite, sealhulgas nt matemaatiliste mudelite, aga ka arvutisimulatsioonide kasutamine. Peamisteks mudelite eelisteks peetakse nende üldistusvõimet, võimet määrata olulisi parameetreid ning faktoreid, samuti võimet osutada lünkadele bioloogilistes teadmistes ja intuitsioonis (Gavrilets ja Losos 2007). Erinevalt korrelatiivsetest meetoditest on mudeli abil võimalik kontrollida konkreetsete protsesside ja faktorite mõju ja teha ennustusi, mida saab võrrelda empiiriliste andmetega (Gotelli 2009). See tähendab, et kui korrelatsioon saare vanuse ja kohaliku liigirikkuse vahel ei pruugi veel tähendada, et just saare vanus iseenesest mängib rolli liigirikkuse kujunemisel (selleks võib olla hoopis nt elupaikade arv, mida vanematel saartel on rohkem), siis saades sama tulemuse, kasutades mudelit, mis välistab muud faktorid ja kasutab vaid saarte vanust kui muutuvat faktorit, võib juba arvata, et tegemist on põhjusliku seosega just saare vanuse ja liigirikkuse vahel.

Kui lihtsamaid ja keerulisemaid matemaatilisi mudeleid on nii makroökoloogias üldisemalt kui ka saarte biogeograafias rakendatud juba pikka aega (nt Arrhenius 1921, MacArthur ja Wilson 1967, Whittaker 2008, Chen jt 2011), siis oluliselt uuem meetod on arvutisimulatsioonide kasutamine. Näiteks Gotelli jt (2009) on välja pakkunud üldise simulatsioonimudeli makroökoloogia jaoks, millega on võimalik uurida suurel skaalal (kontinent, biokliimaatiline regioon) liigiteket, liikide levikut ja väljasuremisi. Nad leiavad, et selline mudel on oluliselt parem tööriist uurimaks liigirikkust ja sellega seotud makroökoloogilisi mustreid kui klassikaline seoste otsimine elurikkuse parameetrite ja keskkonnategurite vahel. Simulatsioonipõhine lähenemine pakub Gotelli jt hinnangul uut vaatenurka liikide päritolu ja liigirikkuse mustrite uurimisele ja võib osutada ühtseks raamistikuks elurikkuse gradientide globaalsel uurimisel.

Arvutisimulatsioonide seas on omakorda erinevaid võimalusi, kuidas uuritavat süsteemi kirjeldada. Lisaks matemaatilistele valemitele on seda võimalik teha ka lihtsate reeglitega, mis

kehtivad üksikutele, iseseisvalt opereerivatele üksustele ehk nn agentidele (nt isenditele, aga ka organisatsioonidele või gruppidele). Sellised – agendipõhised simulatsioonid – moodustavad arvutisimulatsioonide klassi, mis kasutab nende iseseisvate agentide tegutsemist ja omavahelisi interaktsioone jäljendamaks süsteemi kui terviku toimimist (Axelrod 1997, Parker jt 2003). Ökoloogias nimetatakse agendipõhiseid simulatsioone ka isendipõhisteks arvutisimulatsioonideks ja agentideks võivad olla näiteks isendid, aga ka populatsioonid või osapopulatsioonid. Agendi- või isendipõhiste arvutisimulatsioonide suureks eeliseks võib pidada seda, et väga lihtsate reeglitega on võimalik keerukate süsteemide uurimine ja neis süsteemides n-ö eksperimentide korraldamine.

Ökoloogias on isendipõhist arvutisimulatsiooni kasutanud nt Xiao jt (2010) liigifondi, levimise ja konkurentsi mõjude uurimiseks liigirikkuse-produktiivsuse seosele. Saarte biogeograafias on isendipõhiseid arvutisimulatsioone kasutanud nt Rosindell ja Phillimore (2011) ning Rosindell ja Harmon (2013) elurikkuse ja biogeograafia ühendatud neutraalse teooria (Hubbell 2001) rakendamisel sisserände ja väljasuremise uurimiseks saartel.

Simulatsioonide kasutamine loob samas ka uusi väljakutseid. Esiteks eeldab see teadmisi reeglite ja tingimuste kohta, mis modelleeritavat nähtust kontrollivad (Gotelli jt 2009). Teiseks nõuab mudel alati mingil määral lihtsustuste tegemist, et tagada selle üldisus ja rakendatavus erinevates olukordades. Väga keerukas mudel kirjeldaks ilmselt väga hästi ühte konkreetset olukorda, kuid mitte enam teisi sarnaseid olukordi (nt ühte kindlat saarestikku, mitte aga kõiki ookeanisaarestikke). Lihtsustamisega tekib aga oht reaalsete tingimuste ülelihtsustamiseks ja seega jääb alati võimalus mudelite ja sealhulgas arvutisimulatsioonide ökoloogilises realistlikkuses kõhklemiseks (Gavrilets ja Losos 2007).

2. TÖÖ EESMÄRGID JA HÜPOTEESID

Käesoleva magistritöö üldiseks eesmärgiks oli uurida erinevate biogeograafiliste faktorite ja protsesside osatähtsust ookeanisaarestike seemnetaimede liigirikkuse kujunemisel, kasutades selleks isendipõhist arvutisimulatsiooni.

Töö konkreetsemateks eesmärkideks oli seejuures:

- uurida biogeograafiliste faktorite, nagu saarte pindala, vanuse ja elupaikade mitmekesisuse mõju saarte liigirikkuse kujunemisele;
- leida nende biogeograafiliste faktorite mõju liigirikkuse kujunemisele maailma kolmes hästi uuritud ookeanisaarestikus;
- uurida evolutsiooni ja sisserände osatähtsust liigirikkuse kujunemisel neis saarestikes, leides iga saarestiku jaoks sellise sisserände ja evolutsiooni parameetrite vahekorra, mille juures simulatsiooni tulemused annavad tegelike liigirikkuse andmetega kõige paremini korreleeruva tulemuse;
- arendada saarte biogeograafia uurimise jaoks töövahendit, mis sisaldab lisaks sisserände- ja väljasuremisdünaamikale ka liigiteket, arvestab liikidevahelisi erinevusi ning on ruumiliselt realistlik.

Töö hüpoteesid olid järgmised.

- Saarte vanuste ja elupaikade mitmekesisuse lisamine saarte geograafiale parandab simulatsiooni kirjeldusvõimet ehk simulatsiooni tulemuste korrelatsioon tegelike andmetega paraneb.
- Rohkem isoleeritud saarestike puhul korreleeruvad tegelike andmetega tugevamalt nende simulatsioonide tulemused, kus evolutsioon on suurem kui sisseränne.
- Mandrilähedaste saarestike puhul korreleeruvad tegelike andmetega tugevamalt nende simulatsioonide tulemused, kus evolutsioon on väiksem kui sisseränne.

3. MATERJAL JA METOODIKA

3.1. TÖÖ ÜLESEHITUS

Töös kasutati isendipõhiseid arvutisimulatsioone jälgendamaks seemnetaimede liigirikkuse kujunemist ookeanisaarestikes. Töö koosnes kahest osast. Esimeses osas kasutati lihtsustatud omadustega hüpoteetilisi saarestikke ning leiti seoseid liigirikkuse parameetrite ja biogeograafiliste faktorite, nagu saare pindala, vanuse ja elupaikade mitmekesisuse vahel.

Töö teises osas rekonstrueeriti võimalikke seemnetaimede liigirikkuse tekkimise stsenaariumeid kolmes ookeanisaarestikus: Hawaii, Kanaari ja Galapagose saartel. See töö osa jagunes omakorda kaheks: esiteks uuriti mudeli käitumist biogeograafiliste faktorite järkjärgulisel lisamisel ning teiseks püüti leida, millise evolutsiooni ja sisserände vahekorra juures korreleeruvad simulatsiooni tulemused kõige paremini tegelike liigirikkustega.

Töö teise osa simulatsioonid arvestasid saarestike omavahelist vanuse erinevust, saarte paigutust ja suuruseid, saarte vanuseid ning lihtsustatult ka elupaikade mitmekesisust saartel. Samuti arvestas simulatsioon liikide erinevusi ja liigid said aja jooksul evolutsioneeruda. Seega oli kasutatud mudel ruumiliselt realistlik ja ühendas ökoloogilisi ja evolutsioonilisi sündmusi. Simulatsioon ei arvestanud saarte pindala ega elupaikade rohkuse muutumisega saare arengutsükli jooksul – see tähendab, et saared olid simulatsiooni jooksul ajas muutumatud.

Mõlema osa simulatsioonid põhinesid lähtekoodil, mille kirjutas professor Meelis Pärtel. Kõik konkreetsed simulatsioonid koostas ja andmeanalüüsi tegi töö autor.

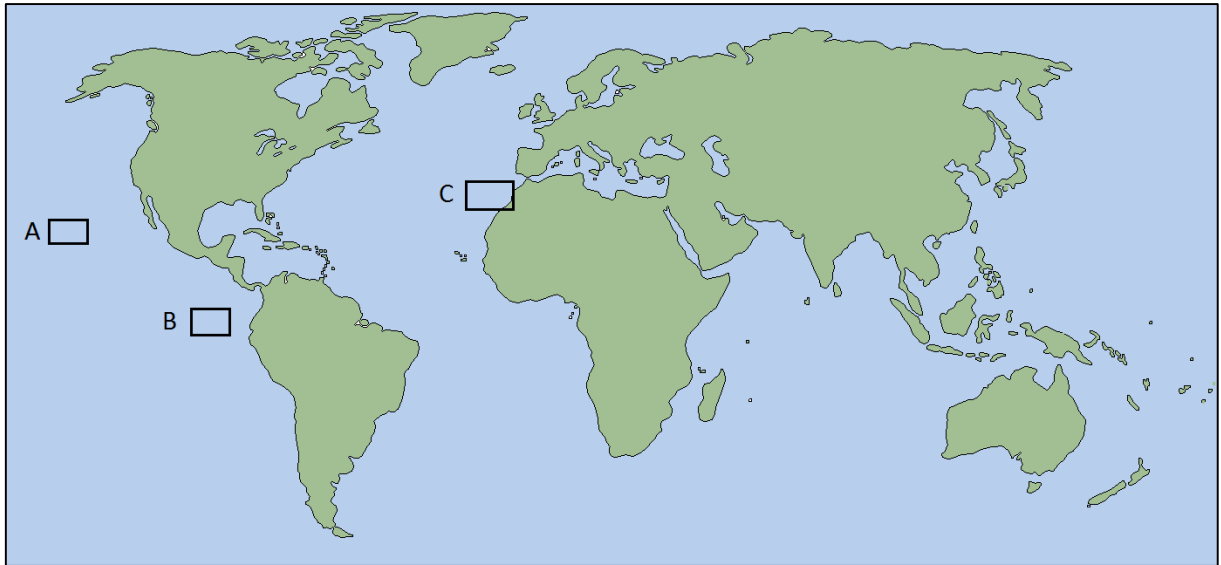
3.2. KÄSITLETUD SAARESTIKUD

3.2.1. SAARESTIKE LÜHITUTVUSTUSED

Töös käsitleti kolme hästi uuritud ookeanisaarestikku: Hawaii, Galapagose ja Kanaari saari (joonis 1). Alljärgnevalt on toodud nende saarestike lühitutvustused.

Hawaii saared

Kuuma täpi päritoluga Hawaii saared asuvad Vaikse ookeani keskel ja saarestik koosneb reast ookeanilistest saartest, kus iga vulkaan on noorem kui sellele ahelas eelnev (Wilson 1963) (joonis 2).



Joonis 1. Töös kasutatud saarestike ligikaudsed asukohad. **A** – Hawaii saared, **B** – Galapagose saared, **C** – Kanaari saared.

Saarestiku vanimad kõrged saared Kauai ja Niihau on ligikaudu 5 miljonit aastat vanad ja noorim saar Hawaii on 0,5 miljonit aastat vana (Clague 1996, Price 2004). Geoloogilise ajaloo jooksul on madalama ookeanitaseme korral mitmed tänapäevased saared omavahel ühenduses olnud: näiteks Molokai, Maui, Lanai ja Kahoolawe on minevikus moodustanud ühtse kompleksi Maui Nui (Price ja Elliott-Fisk 2004).

Saarestiku lähimad maismaa-alad on Põhja-Ameerika manner ning Markiisaared, mõlemad asuvad saarestikust umbes 3500 km kaugusel. Molekulaarsete uurimuste põhjal on leitud, et Hawaii saarte taimestiku kujunemisel on liikide lähtealadeks olnud nii Põhja- kui ka Lõuna-Ameerika, Aasia, Austraalia, teised Vaikse ookeani saared ja isegi Aafrika (Baldwin ja Wagner 2010, Keeley ja Funk 2011, Cantley jt 2014).

Oluliseks liigirikkuse kujunemise protsessiks on Hawaii saartel olnud ka kohapealne liigiteke (Wagner ja Funk 1995). Sealne flora pakub ohtralt näiteid laiaulatuslikest kohapealsetest lahknemistest: nt hõbemõõga (*Argyroxiphium*) grupp (Carlquist jt 2003, Cantley jt 2014), Hawaii huulõielised (*Lamiaceae*) (Lindqvist ja Albert 2002) ja Hawaii lobeelialised (*Lobelioideae*) (Givnish jt 2009), mis kõik on tekkinud ühe algse asustamissündmuse tulemusel (Cantley 2014). Hawaii 1003 looduslikust seemnetaimeliigist on saarestiku jaoks endeemsed 905 (Chiarucci jt 2010).



Joonis 2. Hawaii saared.

Galapagose saared

Galapagose saared asuvad 960 km kaugusel Ecuadori rannikust Vaikse ookeani idaosas ning on samuti tekkinud laama liikumisel üle kuuma täpi (Geist 1996). Tänapäeval moodustavad saarestiku 13 saart, mis on suuremad kui 10 km², kuus väiksemat saart, nelikümmend ametliku nimega laidu ja veel paljud ilma nimeta laiud (joonis 3). Saarestiku kõige vanemad saared Espanola ja San Cristobal on ligikaudu 3 – 4 miljonit aastat vanad ning noorim saar Fernandina on tekkinud vaid ligikaudu 50 000 aastat tagasi (Poulakakis jt 2012). San Cristobalist idas asuvad erodeerunud veealused mäed annavad aga alust arvata, et tegelikult on liigid võinud saarestikku saabuda juba vähemalt 14 miljoni aasta jooksul (Werner jt 1999). Saarestiku kesksed saared on jääaegadel omavahel ühenduses olnud (Geist 1996).

Galapagose lähimaks maismaanaabriks ja enamiku taimerühmade päritolualaks on Kesk- ning Lõuna-Ameerika (Tye ja Francisco-Ortega 2011).

Troopilise saarestiku kohta on Galapagos võrdlemisi liigivaene, mis võib olla tingitud nooremate saarte vulkaanilisest aktiivsusest ja kuivast kliimast (Chiarucci jt 2010). Galapagosel on endeemsete taimeliikide osakaal kogu floora liigirikkusest oluliselt väiksem kui Hawaiiil – Galapagose 439 looduslikust seemnetaimeliigist on endeemsed 141 (Chiarucci jt 2010).



Joonis 3. Galapagose saared.

Kanaari saared

Kanaari saared erinevad Hawaii ja Galapagose saartest oma mandriläheduse poolest, asudes Aafrika mandrist vaid 110 km kaugusel. Saarestik koosneb 11 saarest ja laiust (joonis 4). Saarestiku vanimad saared Fuerteventura ja Lanzarote on ligikaudu 15 – 20 miljonit aastat vanad ning saarestiku noorimad saared on tekkinud vähem kui miljon aastat tagasi (Juan jt 1998, Juan jt 2000). Vahemaad saarte vahel ning saarte ja kontinendi vahel on olnud jääaegadel madalama veetaseme tõttu väiksemad kui tänapäeval ning Lanzarote ja Fuerteventura olid viimasel jääajal 13 000 aastat tagasi omavahel ühenduses (Whittaker, Fernandez-Palacios 2007).

Valdavate kirdetuulte ning -hoovuste tõttu on enamik saarestikku asustanud liike pärit kahest võimalikust paigast: Loode-Aafrikast ja Pürenee poolsaarelt (Juan jt 2000).

Kanaari saarte mandrilähedus tähendab, et liikide jõudmine sinna on oluliselt tõenäolisem kui väga kaugesse isoleeritud saarestikesse (MacArthur ja Wilson 1976). Suhtelisest mandrilähedusest hoolimata on aga ka Kanaaridel kõrge endeemsete liikide osakaal: 1204 looduslikust seemnetaimeliigist on saarestikule ainuomased 579 (Chiarucci jt 2010). Kohapealse liigitekke olulisuse põhjuseks on nii saarestiku suur vanus kui ka vahemerelise kliima poolt kujundatud ökosüsteemide mitmekesisus (Chiarucci jt 2010).



Joonis 4. Kanaari saared.

3.2.2. TÖÖS KASUTATUD ANDMED SAARESTIKE KOHTA

Töös kasutatud Hawaii saarte pindalad ja maksimaalsed kõrgused pärinevad teosest „*Atlas of Hawai‘i*“ (Juvik ja Juvik 1998) artikli Price 2004 kaudu. Galapagose saarte pindalad ja maksimaalsed kõrgused pärinevad Galapagose looduskaitseühingu *Galapagos Conservancy* veebilehelt www.galapagos.org. Kanaari saarte pindalad ja maksimaalsed kõrgused pärinevad artiklist Fernandez-Palacios ja Whittaker 2008. Lisaks mõõdeti iga saare puhul küljepikkused kilomeetrites Google Earth'i kaardirakenduses. Samamoodi mõõdeti ligikaudsed vahemaad saarte vahel.

Andmed saarte vanuste kohta pärinevad Hawaii puhul artiklist Clague 1996 artikli Price 2004 kaudu, Galapagose puhul artiklist Poulakakis jt 2012 ning Kanaaride puhul artiklitest Juan jt 2000 ja Juan jt 1998.

Võrdlusandmetena saarte tegeliku seemnetaimede liigirikkuse kohta kasutati andmeid artiklist Chiarucci jt 2010.

Kõik töös kasutatud andmed saarestike kohta on esitatud tabelis 2.

Tabel 2. Töös kasutatud andmed saarestike kohta.

| Saar | Pindala (km ²) | Vanus (milj a) | Maksimaalne kõrgus (m) | Seemnetaimede liigirikkus | Endeemsete seemnetaimeliikide arv |
|--|--------------------------------------|------------------------------|--------------------------------------|------------------------------|--------------------------------------|
| Hawaii saared (viide allikale) | (Juvik ja Juvik 1998, Price 2004) | (Clague 1996, Price 2004) | (Juvik ja Juvik 1998, Price 2004) | (Chiarucci jt 2010) | (Chiarucci jt 2010) |
| Hawaii | 10433 | 0,6 | 4205 | 379 | 81 |
| Maui | 1884 | 2 | 3055 | 474 | 75 |
| Oahu | 1547 | 3 | 1220 | 442 | 133 |
| Kauai | 1431 | 4,7 | 1598 | 482 | 193 |
| Lanai | 364 | 2 | 1026 | 235 | 11 |
| Molokai | 674 | 2 | 1514 | 354 | 31 |
| Niihau | 180 | 5,2 | 390 | 66 | 2 |
| Kahoolawe | 116 | 2 | 452 | 86 | 2 |
| Galapagose saared (viide allikale) | (Galapagos Conservancy 2014) | (Poulakakis 2012) | (Galapagos Conservancy 2014) | (Chiarucci jt 2010) | (Chiarucci jt 2010) |
| Isabela | 4670 | 0,5 – 0,8 | 1707 | 326 | 6 |
| Santa Cruz | 986 | 1,1 – 2,3 | 864 | 330 | 9 |
| Fernandina | 642 | 0,035 – 0,07 | 1476 | 166 | 0 |
| Santiago | 572 | 1,4 – 0,8 | 905 | 243 | 5 |
| San Cristobal | 557 | 2,4 – 4 | 730 | 241 | 6 |
| Floreana | 173 | 1,5 – 2,3 | 640 | 229 | 8 |
| Marchena | 130 | 0,6 | 343 | 51 | 0 |
| Pinta | 60 | 0,7 | 650 | 131 | 0 |
| Espanola | 60 | 3,0 – 3,5 | 206 | 109 | 1 |
| Santa Fe | 24 | 2,9 | 259 | 71 | 0 |
| Pinzon | 18 | 1,3 – 2,7 | 458 | 105 | 1 |
| Genovesa | 14 | 0,3 | 64 | 57 | 0 |
| Kanaari saared (viide allikale) | (Fernandez-Palacios, Whittaker 2008) | (Juan jt 2000, Juan jt 1998) | (Fernandez-Palacios, Whittaker 2008) | (Chiarucci jt 2010) | (Chiarucci jt 2010) |
| Tenerife | 2034 | 11,6 | 3718 | 804 | 135 |
| Fuerteventura | 1655 | 20 | 807 | 406 | 13 |

| | | | | | |
|--------------|------|---------|------|-----|-----|
| Gran Canaria | 1560 | 14 – 16 | 1948 | 745 | 102 |
| Lanzarote | 807 | 15,5 | 670 | 382 | 12 |
| La Palma | 708 | 2 | 2426 | 501 | 40 |
| La Gomera | 370 | 10 | 1487 | 518 | 47 |
| El Hierro | 269 | <1,5 | 1501 | 402 | 17 |
| La Graciosa | 27,5 | <1,5 | 266 | 116 | 0 |
| Alegranza | 10,2 | <1,5 | 289 | 81 | 0 |

3.3. LÄHTEKOOD

Kõik simulatsioonid põhinesid ühel lähtekoodil (lisa 1), mis oli kirjutatud R-programmeerimiskeeles. Simulatsioone käitati programmeerimiskeskkonnas R 3.0.1. Kasutati arvutit protsessoriga Intel(R) Core(TM) i3-2367M CPU @ 1,40 GHz ja mälu 4,00 GB.

Keskkond ja aeg

Simulatsioonid toimusid kahemõõtmelises keskkonnas, kus igal punktil on kaks võimalikku põhiolekut: maa ja meri. Maa on keskkond, kuhu sattunud isend saab ellu jääda ja edasi levida; meri on keskkond, kuhu sattunud isend hukkub. Kood võimaldab iga üksiku simulatsiooni puhul määrata, millised positsioonid kahemõõtmelises keskkonnas on maa ja millised meri ehk kuidas saared parajasti üksteise suhtes paiknevad. Saared defineeritakse ristkülikutena nende vasaku alumise ja parema ülemise nurga koordinaatide järgi.

Maa positsioonide jaoks on maksimaalselt võimalikud 25 erinevat keskkonda, mis defineeritakse numbritega 1 – 25 ja mis väljendub graafiliselt mingi värviga. Selles töös kasutati kuni viit erinevat maismaakeskkonda. Meri on defineeritud numbriga 0.

Uurimisaladena on defineeritud iseseisvad ristkülikukujulised alad, mille liigirikkust korraga vaadelda soovitakse. Siinsetes simulatsioonides ühtisid uurimisalad alati üksikute saartega.

Simulatsioon toimib ajaühikute kaupa.

Isendid ja liigid

Simulatsiooni opereerivateks ühikuteks ehk „agentideks“ on ühe liigi poolt asustatud minimaalsed elupaigalaigud, mida see liik ei jaga teiste liikidega. Lihtsuse mõttes räägitakse edaspidi isenditest, kuigi see ranges mõttes ei pruugi tähendada tingimata üksikisendeid vaid pigem teoreetiliselt püsivat (alam)populatsiooni.

Iga liik on defineeritud 12 tähestiku tähest koosneva genoomi kaudu ja iga liigi kõik isendid on graafiliselt kujutatud ühte värvi punktidenä.

Geneetilises koodis tähistab z-täht levimisvõimet ja ülejäänud tähed vastavad tähestiku järjekorras 25 elupaigale. Mida rohkem on liigi genoomis vastava elupaigaga sobivaid tähti, seda parem konkurent ta selles keskkonnas on (st tõrjub sealt välja liigi, mille genoomis on vähem sama tähte). Mida rohkem on liigi genoomis z-tähte, seda parem levija see liik on. Selline geneetiline kood loob lõivsuhte spetsiifilises keskkonnas tugeva konkureerimisvõime, paljude erinevate keskkondade asustamisvõime ja levimisvõime vahel, mis vältib „superliikide“ teket. Samal ajal muudab see liigid üksteisest erinevaks ja lisab mudelile liikidevahelise konkurentsi.

Algne liigifond, sisserränne ja evolutsioon

Iga simulatsiooni alguses on saared tühjad, st ühtegi liiki neil ei leidu. Liigid migreeruvad saartele väljastpoolt vaadeldavat süsteemi (see vastab reaalsuses sisserrändele väljastpoolt saarestikku: mandrilt või teistest saarestikest). Liigid, mis võivad väljastpoolt süsteemi saarestikku immigrereuda, moodustavad algse liigifondi. Algsesse (väljaspool süsteemi asuvasse) liigifondi loob simulatsioon etteantud arvu juhuslike genoomidega liike. Siinsetes simulatsioonides loodi algsesse liigifondi 10 või 100 liiki.

Sisserränne saarestikku toimub mingi etteantud tõenäosusega. See tähendab, et igas ajaühikus püüab saarestikku immigrereuda mingi osa algsest liigifondist. Sisserrände parameetrik on tõenäosus, et ühte positsiooni püüab ajaühikus mingi liik immigrereuda. Selle töö kõigis simulatsioonides oli sisserränne lubatud võrdselt kõigisse positsioonidesse, st et ükski saar ei olnud sisserrändajatele teistest tõenäolisem maabumiskoht.

Uued liigid tekivad juhuslike muutuste kaudu isendite genoomis. See n-ö evolutsioon toimub vaid saartel, mitte väljaspool süsteemi. Seda, kui suure osa juhuslike isendite genoomis toimub ühes ajaühikus mutatsioon, saab iga simulatsiooni puhul eraldi määrata ja seda kasutati kui evolutsiooni kiiruse parameetrit.

Levimine, konkurents ja häiringud

Liigid saavad levida uute positsioonide asustamise kaudu. Levivad isendid, kuid seejuures jääb nende eelmine positsioon asustatuks (n-ö järglane levib eellasisendist eemale). Igas ajaühikus uutesse positsioonidesse levida püüdvate isendite osakaalu kõigi isendite arvust saab iga simulatsiooni puhul eraldi määrata. Siinsetes simulatsioonides kasutati levimisparameetrit 0,4, mis pilootkatsete järgi tagas liikidele mõistliku saartevahelise levimisvõimekuse. See tähendab, et igas ajaühikus püüab 40% kõigist olemasolevatest isenditest anda järglasi uutesse positsioonidesse.

See, kui kaugele isend levib, sõltub tema liigist ehk genoomist: mida rohkem on selles z-tähte, seda kaugemale ta eellasisendist maanduda püüab. Levimine on võimalik 360 kraadi raadiuses ümber eellasisendi. Levimisvõimekus liigi populatsioonis on negatiivse binomiaalse jaotusega, st et enamik isendeid levivad lähemale ning vähesed kaugele. Kui liigi genoomis on üks z-täht, siis levivad isendid maksimaalselt 50 ühikut, enamik isendeid aga vaid paar ühikut. Kui genoomis on kõik z-tähed, siis on vähesed isendid võimelised levima kuni 180 ühikut, enamik kuni 40 ühikut.

Juhul kui liik satub pärast levimist punkti, mis on maa (mitte meri) ning asustamata, jääb ta seal püsima. Juhul kui ta satub punkti, mis on asustatud teise liigi poolt, mille genoomis on vähem sellele keskkonnale vastavat tähte, tõrjub ta eelmise liigi sealt välja ning jääb samuti püsima. Juhul kui ees on liik, mille genoomis on rohkem sellele keskkonnale vastavat tähte, ei jää uus liik seal püsima ja levimine on olnud ebaedukas. Kui mõlemal liigil on võrdselt antud keskkonnaga sobivat tähte, on juhuslik, kumb neist püsima jääb. Samasugune konkurentsiskeem kehtib ka väljastpoolt saarestikku immigreeruvatele liikidele.

Igas ajaühikus kaob mingi osa isenditest. Kui suur osa kõigist isenditest kaob, saab iga simulatsiooni puhul eraldi määrata ning seda kasutati häiringu parameetrina. Kõigis siinsetes simulatsioonides kasutati häiringuparameetrit 0,1, mis tähendab, et 10% kõigist isenditest kadus igas ajaühikus.

Simulatsioonide parameetrid koos töös kasutatud vahemikega on kokkuvõtlikult toodud tabelis 3.

Tabel 3. Simulatsioonide parameetrid ja töös kasutatud vahemikud.

| Parameeter | Selgitus | Kasutatud vahemik |
|--------------------------|--|--------------------------|
| sisseränne | tõenäosus, et ühte positsiooni püüab ajaühikus mingi liik immigreeruda | 0,001 – 0,1 |
| evolutsioon | kui suure osa kõigi olemasolevate isendite genoomis toimub ühes ajaühikus mutatsioon | 0,001 – 0,1 |
| levimine | kui suur osa kõigist olemasolevatest isenditest püüab ajaühikus anda järglasi uutesse positsioonidesse | 0,4 |
| häiring | kui suur osa kõigist olemasolevatest isenditest ajaühikus kaob | 0,1 |
| simulatsiooni kestus | kestus ajaühikutes | 320 – 2000 |
| liike algses liigifondis | olemasolevate liikide arv väljaspool uuritavat süsteemi | 10 – 100 |

Iga liigi kohta salvestatakse tema genoom ja fenotüüp (värvi RGB-kood) ning vastavad andmed on päritavad tabelina. Samamoodi on tabelina päritav ka informatsioon iga punkti kohta (selle x- ja y-koordinaat, keskkond, millise uurimisala osa see on ning milline liik seda parajasti asustab) ning informatsioon uurimisalade ja kogu süsteemi liigirikkuse ja neoendeemide arvu kohta igal ajaühikul. Saare neoendeemid on liigid, mis ei ole jõudnud levida kaugemale saarelt, millel nad tekkinud on. Töös kirjeldatud simulatsioonide väljundina kasutati tabelit uurimisalade liigirikkuste ja neoendeemide arvudega. Edaspidi nimetatakse töös neoendeemseid liike endeemideks.

3.4. LÄBIVIIDUD SIMULATSIOONID

3.4.1. BIOGEOGRAAFILISTE FAKTORITE OLULISUS LIIGIRIKKUSE KUJUNEMISEL: HÜPOTEETILISED SAARESTIKUD

Selles töö osas uuriti saarte liigirikkuse ja endeemide arvu sõltumist kolmest biogeograafilisest tegurist: saare suuruselt, saare vanusest ning elupaikade mitmekesisusest. Selleks kasutati kolme erinevat simulatsiooni fiktiivsete saarestikega. Igas simulatsioonis oli saarestikus viis saart. Igas simulatsioonis varieerus saarte vahel ühe teguri väärtus. Esimeses simulatsioonis varieerus saarte suurus, teises simulatsioonis nende vanus ja kolmandas keskkondade (ehk elupaikade) arv saarel. Teised tegurid olid kõigi saarte jaoks võrdsed.

Lisaks uuriti liigirikkuse ja endeemide arvu sõltumist saarelisusest. Selleks tehti neljas simulatsioon, kus oli üks suur saar, mille pindala oli võrdne esimese simulatsiooni saarestiku kogupindalaga, ja võrreldi esimese ja neljanda simulatsiooni käigus tekkivat kogu liigirikkust. Kõigis neljas simulatsioonis kasutatud konstantsed parameetrid on esitatud tabelis 4. Simulatsioonide koodid on antud lisas 2.

Tabel 4. Töö esimese osa simulatsioonides kasutatud konstantsed parameetrid.

| | |
|--------------------------|------|
| hääring | 0,1 |
| levi | 0,4 |
| evolutsioon | 0,01 |
| sisseränne | 0,01 |
| simulatsiooni kestus | 500 |
| liike algses liigifondis | 10 |

Simulatsioonides, kus saarte pindala oli võrdne, oli iga saare pindala $15 \times 15 = 225$ ruutühikut. Kõigi saarte pindala kokku oli 1125 pindalaühikut. Esimeses simulatsioonis saarte pindala varieerus – pindalad olid 5×5 , 10×10 , 15×15 , 20×20 ja 25×25 ühikut. Kõigi saarte pindala selles simulatsioonis oli kokku 1375 pindalaühikut. Saared paiknesid esimeses kolmes simulatsioonis üksteisest 20 ühiku kaugusel.

Kõigi simulatsioonide kestuseks oli 500 ajaühikut. Simulatsioonides, kus saarte vanus ei varieerunud, olid kõik viis saart kogu selle aja jooksul olemas. Teises simulatsioonis, kus saarte vanus varieerus, oli alguses olemas üks saar ning iga saja ajaühiku järel tekkis üks saar juurde, nii et saarte vanused olid simulatsiooni lõpuks 500, 400, 300, 200 ja 100 ajaühikut.

Simulatsioonid, milles elupaikade arv saarel ei olnud muutuvaks teguriks, oli kõigil saartel üks keskkond. Esimeses simulatsioonis, kus elupaikade arv saarel varieerus, oli esimesel saarel üks, teisel kaks, kolmandal kolm, neljandal neli ja viiendal viis keskkonda. Keskkonnad asetsesid võrdpindsete vöönditena üksteise kõrval. Kokkuvõtlikult on saarte omadused simulatsioonides esitatud tabelis 5.

Kõiki simulatsioone tehti selles töö osas 10 sõltumatut kordust.

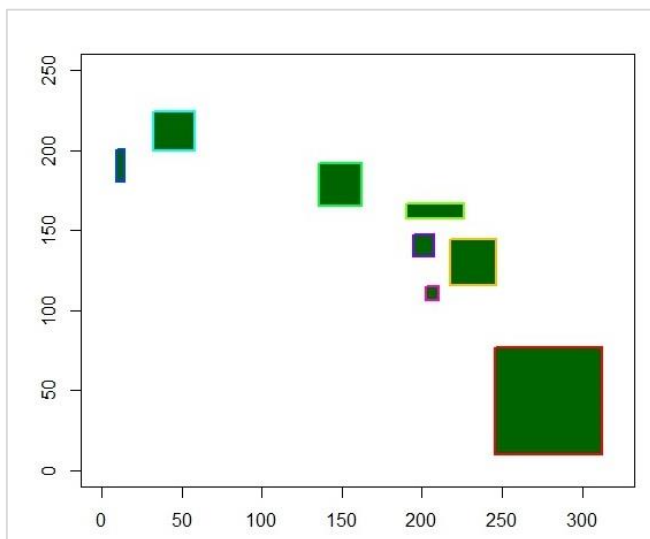
Tabel 5. Saarte omadused töö esimese osa simulatsioonides.

| Simulatsioon nr | 1 | 2 | 3 | 4 |
|--|---------------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
| Uuritav tegur | pindala | vanus | elupaikade arv | saarelisus |
| Saarte arv | 5 | 5 | 5 | 1 |
| Saarte pindalad (pindalaühikut) | <i>varieerus 25 - 625, kokku 1375</i> | kõigil saartel 225, kokku 1125 | kõigil saartel 225, kokku 1125 | kõigil saartel 225, kokku 1125 |
| Saarte vanused (ajaühikut) | kõik saared 500 | <i>varieerus 100 - 500</i> | kõik saared 500 | 500 |
| Saartevaheline kaugus (pikkusühikut) | 20 | 20 | 20 | 0 |
| Keskkondade arv saarel | kõigil saartel 1 | kõigil saartel 1 | <i>varieerus 1 -5</i> | 1 |

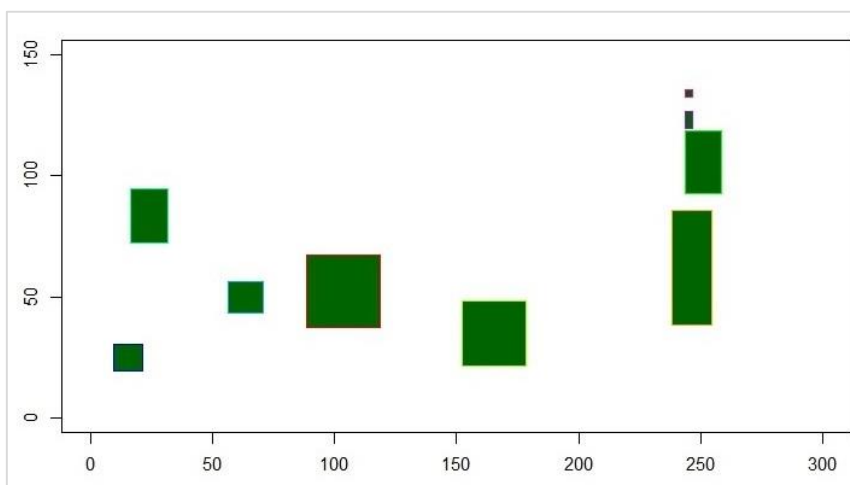
3.4.2. OOKEANISAARESTIKE LIIGIRIKKUSE TEKKIMINE: TEGELIKE SAARESTIKE MUDELID

Selles töö osas tehti simulatsioone kolme hästiuuritud ookeanisaarestiku – Hawaii, Galapagose ja Kanaaride – võimalike liigirikkuse tekkimise protsesside ja neid protsesse mõjutavate keskkonnategurite uurimiseks. Simulatsioonidesse kaasati kõik ookeanisaared suurusega vähemalt 10 km² (Hawaii saarestikus 8 saart, Galapagose saarestikus 12 saart, Kanaari saarestikus 9 saart) ja need lihtsustati ristikülikuteks. Selline lihtsustus oli vajalik selleks, et oleks võimalik iga uurimisala defineerida vaid kahe punkti abil. Üks ruutühik simulatsiooni

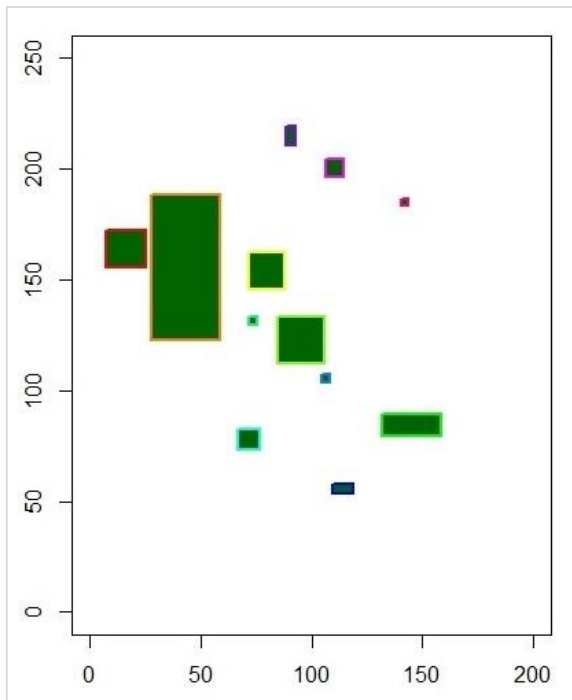
keskkonnas vastas 2,4 ruutkilomeetrile, mis tulenes sellest, et etaloniks võeti 60 km² suurune Kanaari saarestiku saar Espanola, mille suurusena simulatsioonis kasutati 25 ruutühikut. Sellest omakorda tulenes, et üks pikkusühik vastas ligikaudu 1,55 kilomeetrile. Eelkõige peeti silmas saarte pindalade omavahelist õiget (tegelikkusele vastavat) proportsiooni, võimaluse piires ja kui see ei takistanud pindala õigsuse tagamist, jälgiti ka saarte küljepikkuste proportsioone, mis mõõdeti Google Earth'i kaardirakenduse abil. Saared paigutati keskkonda võimalikult täpselt tegelikkusele vastavalt (joonised 5 – 7). Selleks mõõdeti Google Earth'i kaardirakenduse abil saarte omavahelised kaugused ja kasutati eespool mainitud mõõtkava 1 pikkusühik=1,55 km. Kuna tegelikkuses ei ole saared riskülikud ning kahe saare omavaheline kaugus võib erinevatest punktidest mõõdetuna oluliselt varieeruda, oli mõningane lihtsustamine siiski vajalik ka saarte paigutamisel.



Joonis 5. Hawaii saarte paiknemine simulatsiooni keskkonnas. Graafiku telgedeks on ruumimõõtmed.



Joonis 6. Kanaari saarte paiknemine simulatsiooni keskkonnas. Graafiku telgedeks on ruumimõõtmed.



Joonis 7. Galapagose saarte paiknemine simulatsiooni keskkonnas. Graafiku telgedeks on ruumimõõtmed.

Kolme saarestiku simulatsioone lasti joosta vastavalt saarestike (vanima simulatsiooni kaasatud saare) tegelikele vanustele nii, et 1 ajaühik simulatsioonis vastas 10 000 tegelikule aastale. Seega olid simulatsioonide kestused Galapagose puhul 320, Hawaii puhul 520 ja Kanaaride puhul 2000 ajaühikut.

Tegelike saarestike kohta tehtud simulatsioonide koodid on antud lisas 3. Iga erinevat simulatsiooni tehti kolm sõltumatut kordust. Ühe korduse jaoks kulus arvuti tööaega kuni viis ööpäeva, mistõttu ei olnud suurem korduste arv selles töö osas võimalik.

3.4.2.1. Biogeograafiliste faktorite järkjärguline lisamine simulatsioonile

Esimesena uuriti kolme teguri – saarte geograafia (suurus ja omavaheline paigutus), vanuse ja elupaikade mitmekesisuse – mõju liigirikkuse kujunemisele. Selleks tehti iga saarestiku kohta neli simulatsiooni, millesse oli kaasatud erinev arv ja kombinatsioon biogeograafilisi tegureid. Kõigis neljas simulatsioonis kasutatud konstantsed parameetrid on esitatud tabelis 6.

Tabel 6. Biogeograafiliste faktorite järkjärgulisel lisamisel kasutatud konstantsed parameetrid.

| | |
|--------------------------|------|
| hääring | 0,1 |
| levi | 0,4 |
| evolutsioon | 0,01 |
| sisseränne | 0,01 |
| liike algses liigifondis | 100 |

Esimene simulatsioon: saarte geograafia

Selles simulatsioonis oli ainsaks saarte liigirikkust potentsiaalselt mõjutavaks teguriks saarte geograafia ehk suurus ja paigutus ruumis. Kuigi võib arvata, et tõenäoliselt tuleneb saarte geograafia mõju peamiselt saarte suurusest, ei ole korrektne siin tegurina käsitleda ainult saarte suurust, kuna ei olnud elimineeritud saarte omavahelise paigutuse mõju. Näiteks võib eeldada, et saarestiku keskel asuval väiksel saarel on liigirikkus mõnevõrra suurem kui sama väiksel, ent saarestiku servas paikneval saarel.

Muud tegurid, nagu saarte vanus ja elupaikade arv, olid kõigil ühe saarestiku saartel ühesugused: kõik ühe saarestiku saared olid võimalikele migrantidele eksponeeritud vastavalt saarestikule 320, 520 või 2000 ajaühikut ning kõigi maismaa positsioonide keskkond oli ühesugune.

Teine simulatsioon: saarte geograafia ja vanus

Selles simulatsioonis lisati saarte geograafiale saarte vanus, st saartel lasti juurde tekkida simulatsiooni jooksul. Simulatsioon kokku jooksis endiselt sama kaua (ehk 325, 520 ja 2000 ajaühikut), ent kõik saared ei olnud kogu aja võimalikele migrantidele eksponeeritud. Saarte vanuste arvestamisel lähtuti üksikute saarte vanustest vastavalt eespool mainitud allikatele (vt tabel 2). Kui saarte vanused olid algallikas antud vahemikena, kasutati simulatsioonis vahemike aritmeetilisi keskmisi.

Kolmas simulatsioon: saarte geograafia ja elupaikade mitmekesisus

Selles simulatsioonis lisati saarte geograafiale lihtsustatud kujul elupaikade mitmekesisus saarel. Et elupaikade mitmekesisus on enamasti seotud saare kõrgusega (kõrgemal saarel on rohkem erinevaid tingimusi) (Van der Werff 1983), lähtuti saarte jagamisel ühe ja kahe keskkonnaga saarteks nende maksimaalsest kõrgusest. Teine keskkond lisati kõigile saartele, mille maksimaalne kõrgus oli vähemalt 1500 m, aga ka Galapagose saarestiku saarele Fernandina, mille maksimaalne kõrgus on 1476 m (Galapagos Conservancy 2014), kuna kõik

ülejäänud Galapagose saared peale Isabela ja Fernandina on alla 1000 m kõrged ja on põhjust arvata, et Fernandina sarnaneb elupaikade poolest pigem Isabelaga kui madalate saartega. Enamasti lisati teine keskkond saare keskele, kuid Hawaii saarestiku Molokai saarel määratleti pool saart ühe keskkonnana ja pool saart teise keskkonnana. Seda seetõttu, et tegemist on kitsa saarega, mille üks pool on ka tegelikkuses oluliselt kõrgem kui teine.

Neljas simulatsioon: saarte geograafia, vanus ja elupaikade mitmekesisus

Selles simulatsioonis toodi eespool kirjeldatud meetodil saarte geograafiale juurde nii saarte vanus kui ka elupaikade mitmekesisus.

3.4.2.2. Sisserände ja evolutsiooni osatähtsus liigirikkuse kujunemisel

Teiseks uuriti kõigi saarestike puhul sisserände ja evolutsiooni mõju liigirikkuse kujunemisele. Selleks kasutati simulatsiooni, kus olid olemas nii saarte geograafia, vanus kui ka kõrgus ning varieeriti sisserände ja evolutsiooni parameetreid. Kõigis simulatsioonides kasutatud konstantsed parameetrid on esitatud tabelis 7. Evolutsiooni ja sisserände puhul kasutati mõlemal kolme erinevat väärtust – 0,001; 0,01; 0,1 –, mida kombineeriti kõigis võimalikes kombinatsioonides. Kombinatsiooni 0,01 ja 0,01 tulemustena kasutati eelmise alaosa simulatsioonide tulemusi. Seega tehti lisaks kaheksa simulatsiooni iga saarestiku kohta. Iga simulatsiooni kohta tehti omakorda kolm sõltumatut kordust.

Tabel 7. Sisserände ja evolutsiooni osatähtsuse uurimisel kasutatud konstantsed parameetrid.

| | |
|--------------------------|-----|
| hääring | 0,1 |
| levi | 0,4 |
| liike algses liigifondis | 100 |

3.5. ANDMETÖÖTLUS

Andmetöötlus tehti programmiga Microsoft Excel 2013. Enne statistilist analüüsi võeti iga saare liigirikkusest ja endeemide arvust kümnendlogaritm ja arvutati korduste aritmeetiline keskmine. Töö teises osas viidi liigirikkused ja endeemide arvud enne kümnendlogaritmi arvutamist kujule $x+1$ (kus x on liigirikkus või endeemide arv), mis oli vajalik, et kaasata need tulemused, mille väärtus oli 0. Kuna töö esimeses osas ei tulnud mitte ükski tulemus 0 ja töö esimese ja teise osa tulemusi omavahel ei võrreldud, puudus esimeses osas vajadus selliseks transformatsiooniks.

Töö esimeses osas leiti kolme esimese simulatsiooni puhul korrelatsioonikordaja simulatsiooni käigus saadud liigirikkuse ning varieeruva biogeograafilise teguri, samuti endeemide arvu ja varieeruva biogeograafilise teguri vahel. Selleks kasutati Exceli funktsiooni *CORREL*. Korrelatsioonikordajast arvutati t-statistik valemi $r \times \frac{\sqrt{df}}{\sqrt{1-r^2}}$ järgi (r – korrelatsioonikordaja, df – vabadusastmete arv (=saarte arv - 2)). T-statistikust arvutati omakorda seose statistiline olulisus (p), kasutades Studenti kahepoolset t-testi. P-väärtuse arvutamiseks t-statistikust kasutati Exceli funktsiooni *TDIST*.

Saarelisuse olulisuse hindamiseks leiti Studenti kahepoolse t-testi abil erinevus kahe rühma (ühe suure saare liigirikkuse ja saarestiku kogu liigirikkuse) vahel. Selleks kasutati Exceli funktsiooni *TTEST*.

Töö teises osas leiti korrelatsioonid simulatsioonide tulemuste ja vastava saarestiku tegelike andmete vahel. Seejuures ei peetud oluliseks mitte seda, et simulatsiooni tulemused ja tegelikud andmed oleksid võrdsed, vaid et nende vahel esineks seoks. Esiteks leiti kõigi simulatsioonide kohta korrelatsioonikordaja simulatsiooni tulemusel saadud liigirikkuse ning tegeliku liigirikkuse vahel, samuti simulatsiooni tulemusel saadud endeemide arvu ja tegeliku endeemide arvu vahel. Korrelatsioonikordajast arvutati t-statistiku abil ka seoses statistiline olulisus (p).

Teiseks leiti iga saare jaoks kümnendlogaritm endeemsete ja mitte-endeemsete liikide suhtest (ehk log-suhe) ning seejärel arvutati korrelatsioonikordaja vastavate simulatsioonitulemuste ja tegelike andmete vahel. Log-suhe iseloomustab elurikkuse koosseisu ehk seda, kui paljud looduslikud liigid on saare endeemid. Kui log-suhe on positiivne, on endeeme rohkem kui mitte-endeeme; kui see on negatiivne, siis vastupidi. Seega on see analoog protsendile, kuid sobib statistiliseks analüüsiks paremini, kuna ei ole fikseeritud 0 ja 100 vahele.

Korrelatsioon, t-statistik ja p-väärtus arvutati samamoodi nagu töö esimeses osas.

4. TULEMUSED

4.1. BIOGEOGRAAFILISTE FAKTORITE OLULISUS LIIGIRIKKUSE KUJUNEMISEL: HÜPOTEETILISED SAARESTIKUD

Simulatsioonis, kus varieerus saare pindala, korreleerus nii liigirikkus kui ka endeemide arv tugevalt positiivselt saare pindalaga. Korrelatsioon liigirikkuse ja saare pindala vahel oli 0,996 ($p=0,0003$) ja korrelatsioon endeemide arvu ja saare pindala vahel oli 0,995 ($p=0,0005$).

Simulatsioonis, kus varieerus elupaikade arv, esines peaaegu sama tugev positiivne korrelatsioon elupaikade arvu ja liigirikkuse ($r=0,985$, $p=0,0022$) ning elupaikade arvu ja endeemide arvu vahel ($r=0,988$, $p=0,0016$).

Statistiliselt olulist korrelatsiooni ei leitud saarte vanuse ning liigirikkuse ($r=-0,616$; $p=0,2690$) ega saarte vanuse ning endeemide arvu vahel ($r=-0,616$; $p=0,2690$).

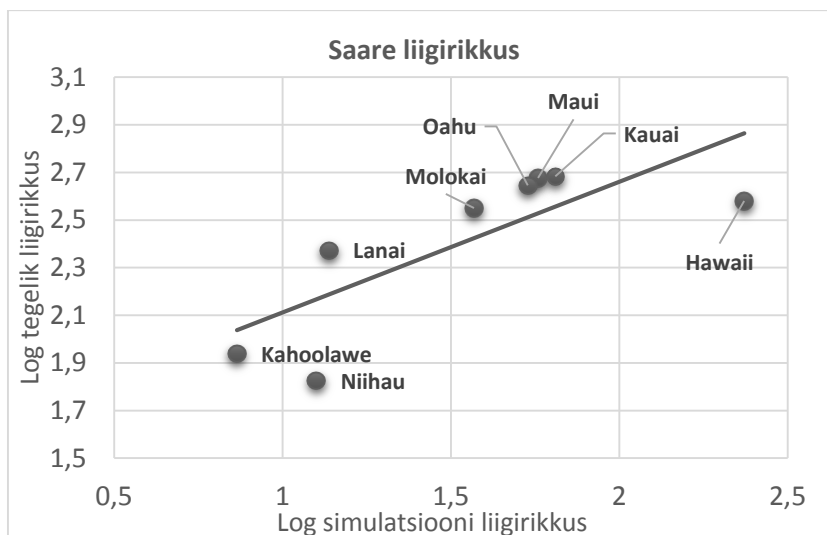
Ühe suure saare ning sama suure kogupindalaga viiest erineva suurusega saarest koosneva saarestiku liigirikkuse võrdlemisel t-testi abil leiti statistiliselt oluline erinevus ($t=4,38$; $p=0,0004$), kusjuures saarestiku kogu liigirikkus oli suurem kui ühe suure saare liigirikkus (kümne korduse keskmine liigirikkus oli vastavalt 80,6 ja 105,7 liiki).

4.2. OOKEANISAARESTIKE LIIGIRIKKUSE TEKIMINE: TEGELIKE SAARESTIKE MUDELID

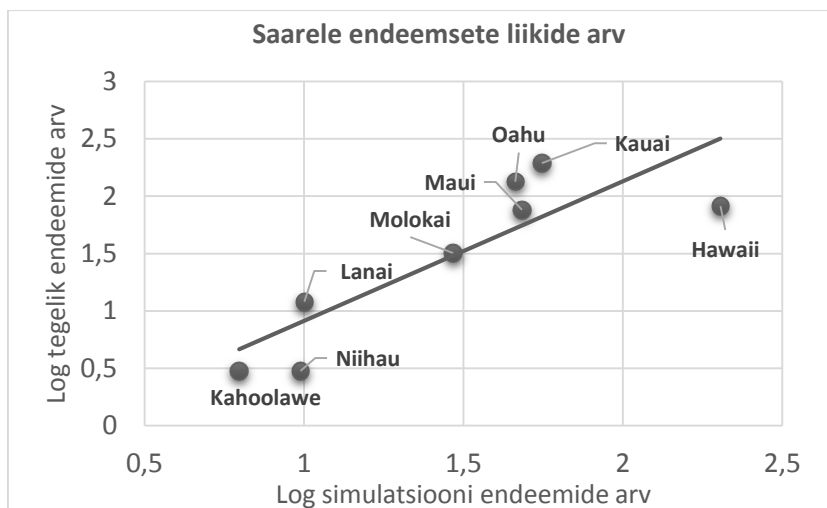
4.2.1. Biogeograafiliste faktorite järkjärguline lisamine simulatsioonile

Hawaii saared

Kõigi simulatsioonide tulemused korreleerusid positiivselt tegelike liigirikkuse andmetega ning kõik seosed osutusid statistiliselt olulisteks. Simulatsiooni liigirikkuse korrelatsioon tegeliku liigirikkusega jäi vahemikku 0,719 – 0,784, p -väärtused vahemikku 0,0212 – 0,0445. Endeemide arvu korrelatsioon tegelike andmetega jäi vahemikku 0,784 – 0,851 ning p -väärtused vahemikku 0,0074 – 0,0213. Nii kogu liigirikkus kui ka endeemsete liikide arv korreleerusid päris andmetega kõige paremini kolmandas simulatsioonis, kus saarte geograafia oli lisatud saarte elupaikade mitmekesisus (joonised 8 – 9, tabel 8). Tulemuste paarikaupa võrdlemisel on näha, et elupaikade mitmekesisuse lisamine parandas seost nii koos vanusega kui ka ilma. Seevastu vanuse lisamine ei muutnud korrelatsiooni oluliselt paremaks või isegi pigem vähendas seda.



Joonis 8. Hawaii tegeliku ja simulatsiooni liigirikkuse korrelatsioon kolmandas simulatsioonis. $r = 0,784$ $p = 0,0212$.



Joonis 9. Hawaii tegeliku ja simulatsiooni endeemide arvu korrelatsioon kolmandas simulatsioonis. $r = 0,851$ $p = 0,0074$.

Tabel 8. Hawaii elurikkuse vastavus tegelikele andmetele biogeograafiliste faktorite järkjärgulisel lisamisel. Tugevaimad korrelatsioonid on antud paksus kirjas.

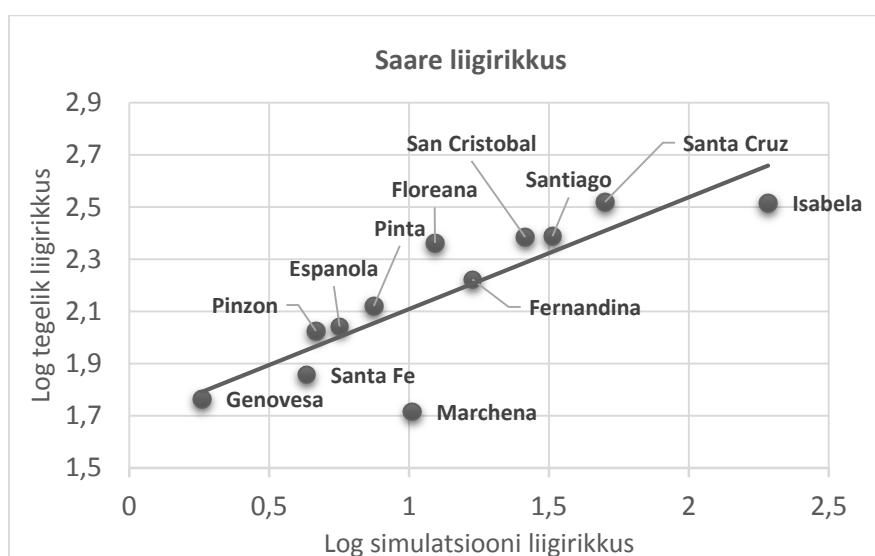
| | Liigirikkus | | Endeemide arv | |
|---|--------------|--------|---------------|--------|
| | r | p | r | P |
| 1. simulatsioon: vanuseta, elupaikade mitmekesisuseta | 0,719 | 0,0445 | 0,787 | 0,0204 |
| 2. simulatsioon: vanusega, elupaikade mitmekesisuseta | 0,732 | 0,0388 | 0,784 | 0,0213 |
| 3. simulatsioon: vanuseta, elupaikade mitmekesisusega | 0,784 | 0,0212 | 0,851 | 0,0074 |
| 4. simulatsioon: vanusega, elupaikade mitmekesisusega | 0,781 | 0,0222 | 0,803 | 0,0165 |

Galapagose saared

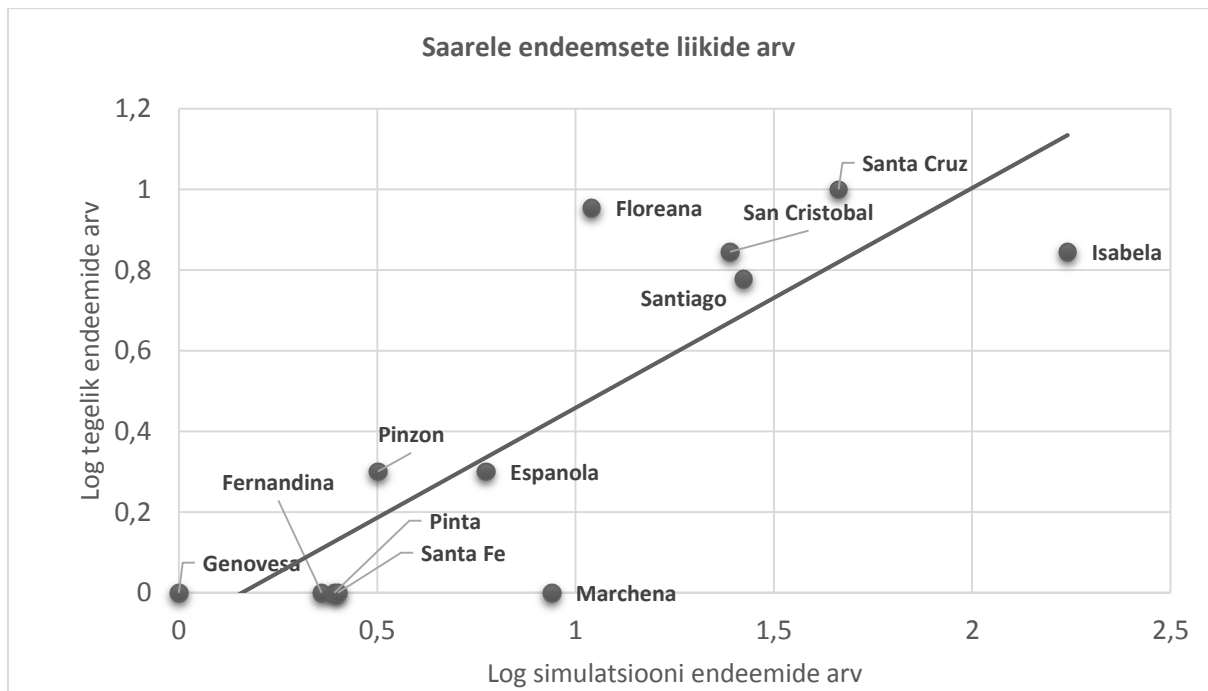
Kõigi simulatsioonide tulemused olid positiivses korrelatsioonis tegelike liigirikkuse andmetega ning kõik seosed osutusid statistiliselt olulisteks. Liigirikkuse korrelatsioon tegelike andmetega jäi vahemikku 0,806 – 0,834, p-väärtused vahemikku 0,0008 – 0,0015. Endeemide arvu korrelatsioon tegelike andmetega jäi vahemikku 0,630 – 0,830 ning p-väärtused vahemikku 0,0008 – 0,0281. Kogu liigirikkus korreleerus tegelike andmetega kõige paremini teises simulatsioonis, kus saarte geograafiale olid lisatud saarte vanused (tabel 9, joonis 10). Endeemide arv korreleerus tegelike andmetega kõige paremini neljandas simulatsioonis (tabel 9, joonis 11). Silmatorkav on vanuse korrelatsiooni parandav roll endeemide puhul, kus nii kõrgusega kui ilma on vanusega variandi korrelatsioon tähelepanuväärselt suurem kui ilma vanuseta simulatsioonil.

Tabel 9. Galapagose elurikkuse vastavus tegelikele andmetele biogeograafiliste faktorite järkjärgulisel lisamisel. Tugevaimad korrelatsioonid on antud paksus kirjas.

| | Liigirikkus | | Endeemide arv | |
|---|--------------|--------|---------------|--------|
| | r | p | r | p |
| 1. simulatsioon: vanuseta, elupaikade mitmekesisuseta | 0,825 | 0,0009 | 0,678 | 0,0153 |
| 2. simulatsioon: vanusega, elupaikade mitmekesisuseta | 0,834 | 0,0008 | 0,829 | 0,0008 |
| 3. simulatsioon: vanuseta, elupaikade mitmekesisusega | 0,806 | 0,0015 | 0,630 | 0,0281 |
| 4. simulatsioon: vanusega, elupaikade mitmekesisusega | 0,819 | 0,0011 | 0,830 | 0,0008 |



Joonis 10. Galapagose tegeliku ja simulatsiooni liigirikkuse korrelatsioon teises simulatsioonis. $r = 0,834$ $p = 0,0008$.



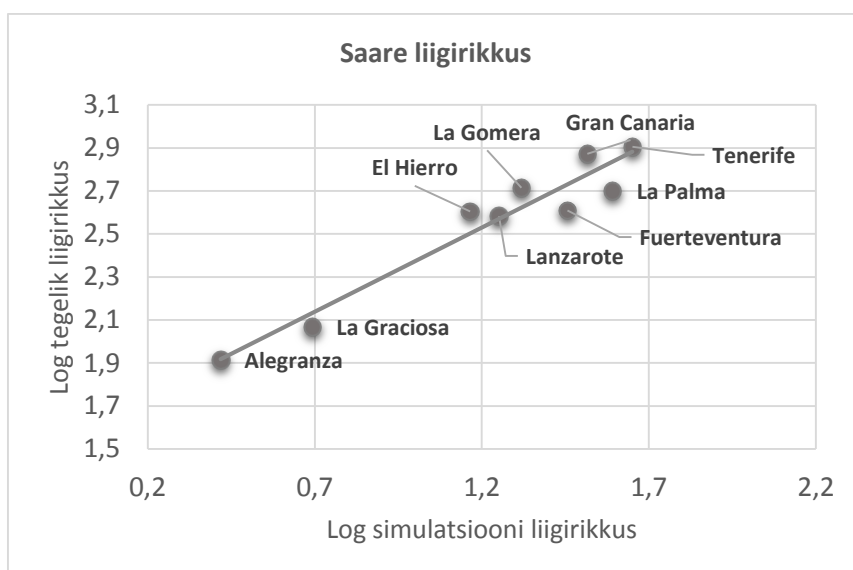
Joonis 11. Galapagose tegeliku ja simulatsiooni endeemide arvu korrelatsioon neljandas simulatsioonis. $r = 0,830$ $p = 0,0008$.

Kanaari saared

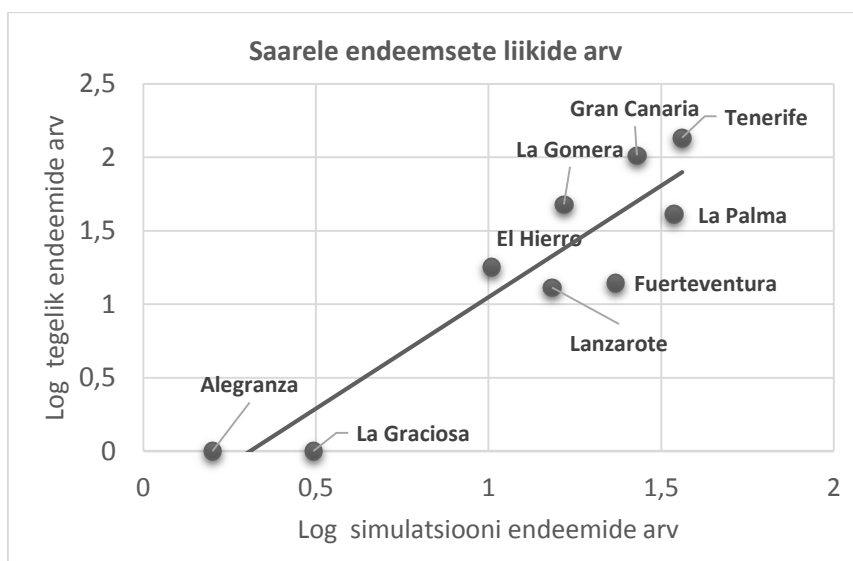
Kõigi simulatsioonide tulemused korreleerusid positiivselt tegelike liigirikkuse andmetega ning kõik seosed osutusid statistiliselt olulisteks. Võrreldes kolme saarestikku omavahel, korreleerusid Kanaaride simulatsioonide tulemused kõige paremini tegelike andmetega. Liigirikkuse korrelatsioon tegeliku liigirikkusega jäi vahemikku 0,909 – 0,964 ja p-väärtused vahemikku 0,00003 – 0,0007. Endeemide arvu korrelatsioon tegelike andmetega jäi vahemikku 0,848 – 0,924 ning p-väärtused vahemikku 0,0004 – 0,0039. Nii kogu liigirikkus kui ka endeemide arv korreleerusid liigirikkuse andmetega kõige paremini 4. simulatsioonis, kus saarte geograafiale olid lisatud saarte vanused ja kõrgused (tabel 10, joonised 12 – 13). Kõige nõrgem oli korrelatsioon 1. simulatsioonis (ilma vanuse ja kõrguseta) ning nii saarte kõrgus kui ka vanus parandasid korrelatsioone tegelike andmetega lisatuna saarte geograafiale ka ühekaupa.

Tabel 10. Kanaaride elurikkuse vastavus tegelikele andmetele biogeograafiliste faktorite järkjärgulisel lisamisel. Tugevaimad korrelatsioonid on antud paksus kirjas.

| | Liigirikkus | | Endeemide arv | |
|---|--------------|---------|---------------|--------|
| | r | p | r | p |
| 1. simulatsioon: vanuseta, elupaikade mitmekesisuseta | 0,909 | 0,0007 | 0,848 | 0,0039 |
| 2. simulatsioon: vanusega, elupaikade mitmekesisuseta | 0,937 | 0,0002 | 0,896 | 0,0011 |
| 3. simulatsioon: vanuseta, elupaikade mitmekesisusega | 0,943 | 0,0001 | 0,897 | 0,0011 |
| 4. simulatsioon: vanusega, elupaikade mitmekesisusega | 0,964 | 0,00003 | 0,924 | 0,0004 |



Joonis 12. Kanaaride tegeliku ja simulatsiooni liigirikkuse korrelatsioon neljandas simulatsioonis. $r = 0,964$ $p = 0,00003$.



Joonis 13. Kanaaride tegeliku ja simulatsiooni endeemide arvu korrelatsioon neljandas simulatsioonis. $r = 0,924$ $p = 0,0004$.

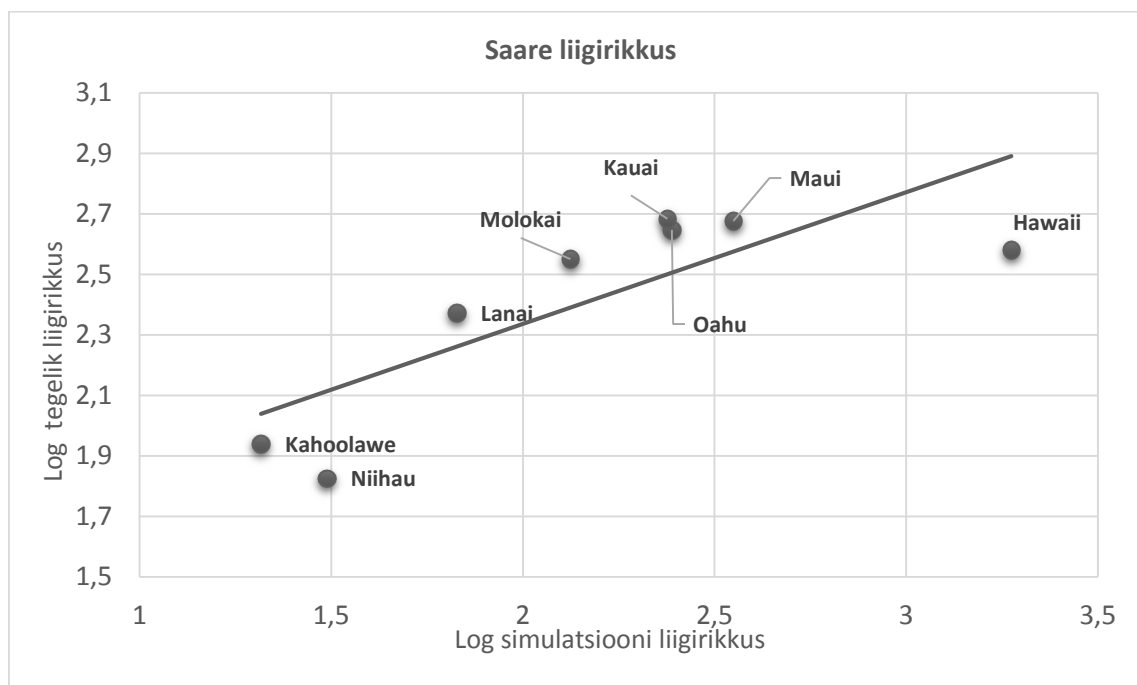
4.2.2. Sisserände ja evolutsiooni osatähtsus liigirikkuse kujunemisel

Hawaii saared

Kõigi üheksa simulatsiooni tulemusel saadud liigirikkus ja endeemide arv korreleerusid positiivselt tegelike andmetega ja seosed olid statistiliselt olulised. Liigirikkuse korrelatsioon tegeliku liigirikkusega jäi vahemikku 0,728 – 0,801 ja p-väärtused vahemikku 0,0168 – 0,0405. Kogu liigirikkus korreleerus tegelike andmetega kõige tugevamalt simulatsioonis, kus evolutsioon oli suur (0,1) ja sisseränne väike (0,001) (tabel 11, joonis 14). Sellest vaid veidi väiksem oli korrelatsioon veel neljas simulatsioonis, millest ühes oli sisseränne evolutsioonist madalam (sisseränne 0,01 ja evolutsioon 0,1). Teistes olid need parameetrid kas võrdselt 0,01 või oli sisseränne suur (0,1) ning evolutsioon sellest väiksem (0,001 või 0,01).

Tabel 11. Hawaii kogu liigirikkuse vastavus tegelikele andmetele erinevate sisserände ja evolutsiooni väärtuste juures. Tugevaimad korrelatsioonid on antud paksus kirjas.

| Sisseränne | 0,001 | | 0,01 | | 0,1 | |
|-------------|--------------|--------|--------------|--------|--------------|--------|
| Evolutsioon | r | p | r | p | r | p |
| 0,001 | 0,745 | 0,0339 | 0,728 | 0,0405 | 0,786 | 0,0209 |
| 0,01 | 0,759 | 0,0289 | 0,781 | 0,0222 | 0,796 | 0,0182 |
| 0,1 | 0,801 | 0,0168 | 0,791 | 0,0194 | 0,771 | 0,0251 |

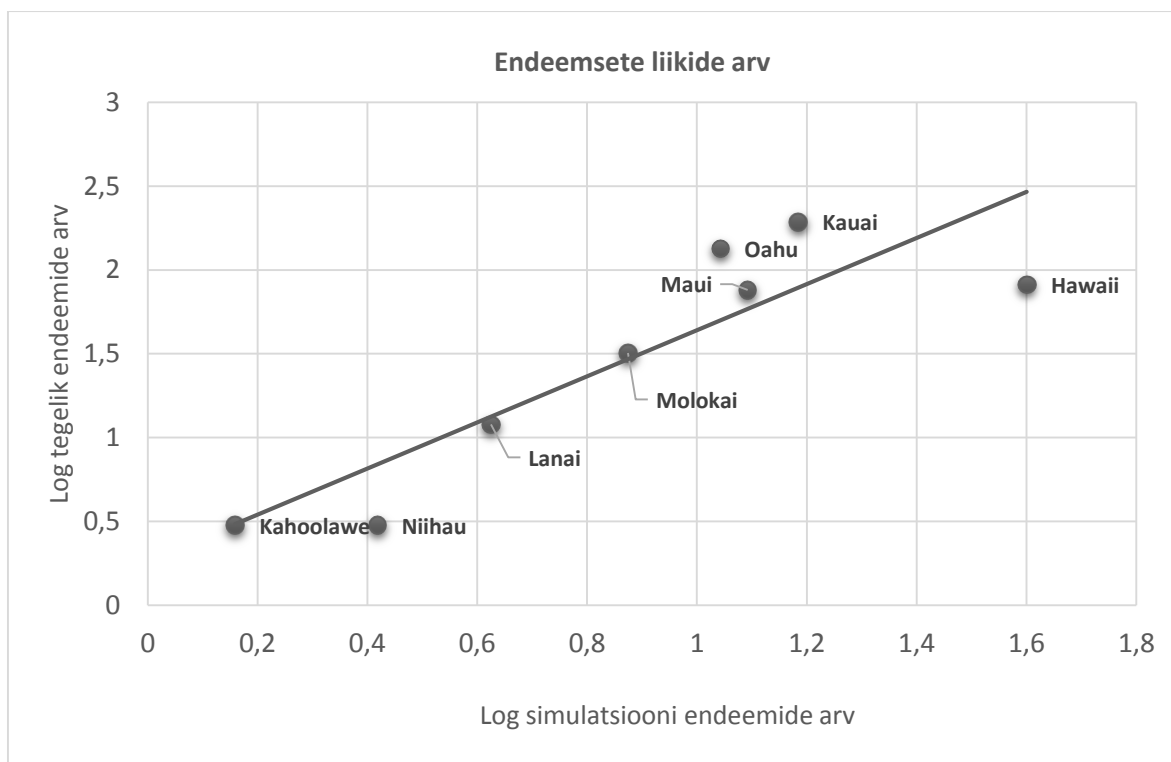


Joonis 14. Hawaii tegeliku ja simulatsiooni liigirikkuse korrelatsioon simulatsioonis, kus evolutsioon oli suur ja sisseränne väike. $r = 0,801$ $p = 0,0168$.

Endeemide arvu korrelatsioon tegelike andmetega jäi vahemikku 0,796 – 0,883 ning p-väärtused vahemikku 0,0037 – 0,0182. Teistest märgatavalt tugevama korrelatsiooni andsid need simulatsioonid, kus evolutsioon oli väike (0,001) ja sisseränne väike või keskmine (0,001 või 0,01) (tabel 12, joonis 15).

Tabel 12. Hawaii endeemide arvu vastavus tegelikele andmetele erinevate sisserände ja evolutsiooni väärtuste juures. Tugevaimad korrelatsioonid on antud paksus kirjas.

| Sisseränne | 0,001 | | 0,01 | | 0,1 | |
|--------------|--------------|----------|--------------|----------|----------|----------|
| Evolutsioon | r | p | r | p | r | p |
| 0,001 | 0,883 | 0,0037 | 0,853 | 0,0071 | 0,801 | 0,0169 |
| 0,01 | 0,818 | 0,0132 | 0,803 | 0,0165 | 0,796 | 0,0182 |
| 0,1 | 0,831 | 0,0106 | 0,827 | 0,0114 | 0,804 | 0,0162 |



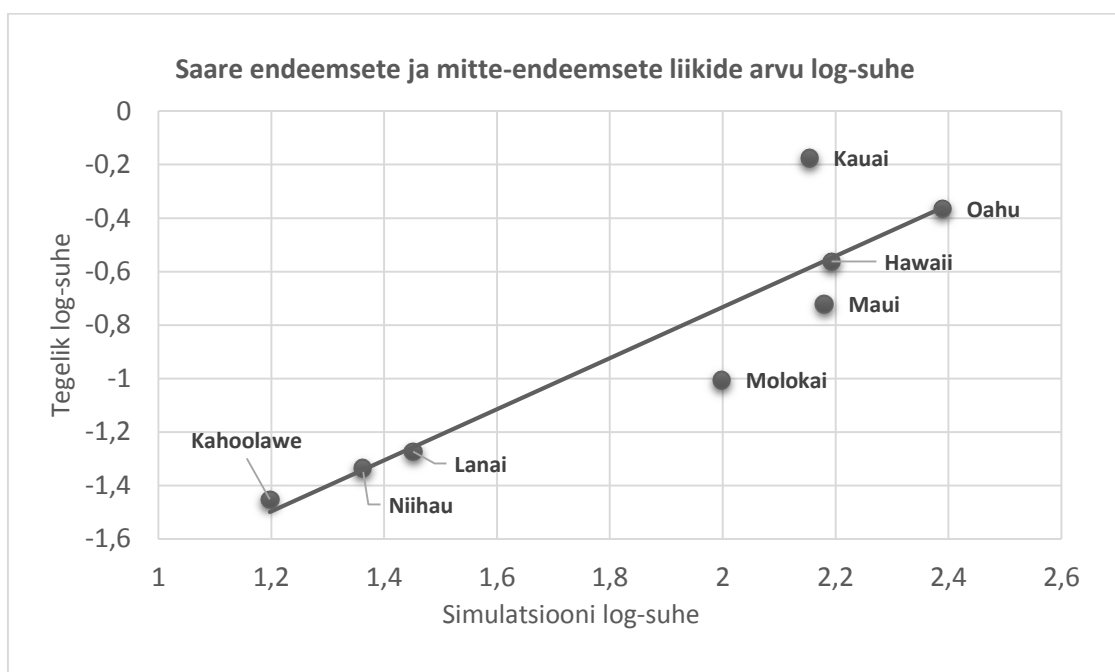
Joonis 15. Hawaii tegeliku ja simulatsiooni endeemide arvu korrelatsioon simulatsioonis, kus nii evolutsioon kui ka sisseränne olid väikesed. $r = 0,883$ $p = 0,0037$.

Endeemsete ja mitte-endeemsete liikide log-suhte korrelatsioon tegelike andmetega oli teistest tugevam simulatsioonis, kus sisseränne oli väike (0,01) ja evolutsioon suur (0,001) (tabel 13, joonis 16). Tugevuselt järgnesid sellele korrelatsioonid simulatsioonis, kus sisseränne oli väike (0,001) ja evolutsioon keskmine (0,01) ning simulatsioonis, kus sisseränne oli keskmine (0,01) ja evolutsioon suur (0,1). Statistiliselt oluliseks ei osutunud korrelatsioonid simulatsioonides,

kus nii sisseränne kui ka evolutsioon olid väikesed (0,001) ega mitte üheski simulatsioonis, kus sisseränne oli suur (0,1).

Tabel 13. Hawaii endeemsete ja mitte-endeemsete liikide log-suhte vastavus tegelikele andmetele erinevate sisserände ja evolutsiooni väärtuste juures. Tugevaimad korrelatsioonid on antud paksus kirjas. Statistiliselt mitteolulised korrelatsioonikordajad on antud kaldkirjas.

| Sisseränne | 0,001 | | 0,01 | | 0,1 | |
|-------------|--------------|--------|--------------|--------|-------|--------|
| Evolutsioon | r | p | r | p | r | p |
| 0,001 | 0,677 | 0,0652 | 0,757 | 0,0295 | 0,648 | 0,0821 |
| 0,01 | 0,851 | 0,0073 | 0,745 | 0,0338 | 0,391 | 0,3382 |
| 0,1 | 0,911 | 0,0016 | 0,904 | 0,0021 | 0,381 | 0,3517 |



Joonis 16. Hawaii tegeliku ja simulatsiooni endeemsete ja mitte-endeemsete liikide log-suhte simulatsioonis, kus evolutsioon oli suur ja sisseränne väike. $r = 0,911$ $p = 0,0016$.

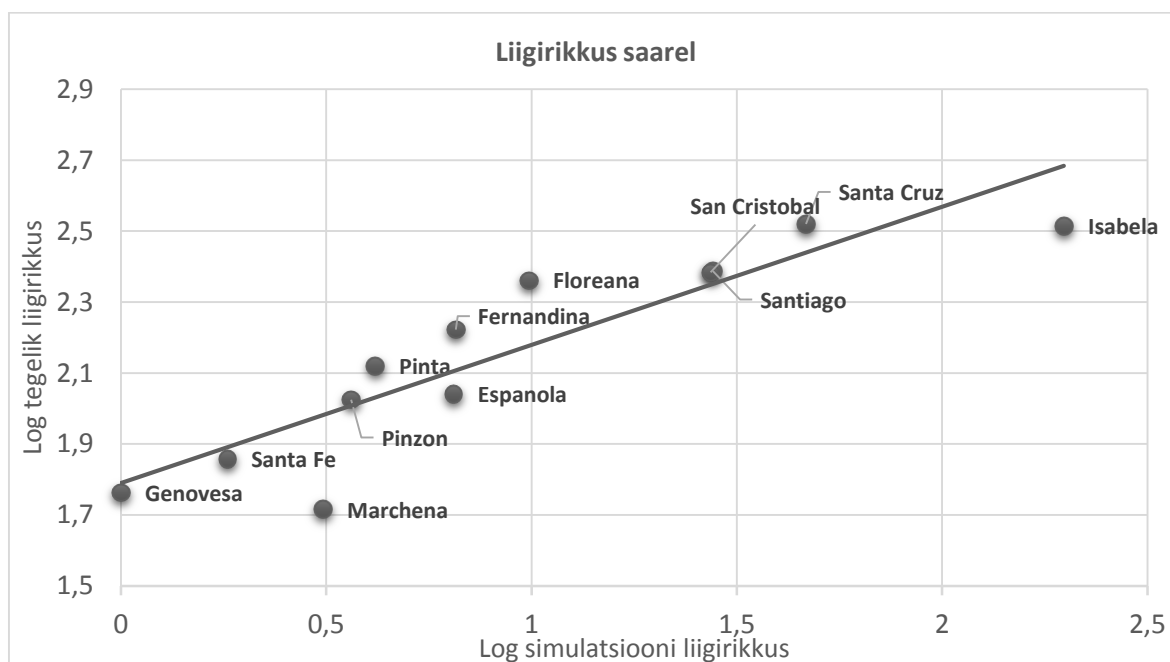
Galapagose saared

Kõigi üheksa simulatsiooni tulemusel saadud liigirikkus ja endeemide arv korreleerusid positiivselt tegelike andmetega. Liigirikkuse korrelatsioon tegeliku liigirikkusega jäi vahemikku 0,713 – 0,898 ja p-väärtused vahemikku 0,0001 – 0,0092. Teistest märkimisväärselt tugevam oli korrelatsioon simulatsioonis, kus evolutsioon oli keskmine (0,01) ja sisseränne väike (0,001) (tabel 14, joonis 17). Tugevuselt järgmise korrelatsiooni andis simulatsioon, kus evolutsioon oli suur (0,1) ja sisseränne keskmine (0,01). Juhul kui evolutsioon oli väike (0,001), oli parim tulemus simulatsioonis, kus sisseränne oli samuti väikseim. Nõrgimad korrelatsioonid

esinesid simulatsioonides, kus evolutsioon oli väike (0,001) ja sisseränne keskmine (0,01) või suur (0,1).

Tabel 14. Galapagose kogu liigirikkuse vastavus tegelikele andmetele erinevate sisserände ja evolutsiooni väärtuste juures. Tugevaim korrelatsioon on antud paksus kirjas.

| Sisseränne | 0,001 | | 0,01 | | 0,1 | |
|-------------|--------------|--------|-------|--------|-------|--------|
| Evolutsioon | r | p | r | p | r | p |
| 0,001 | 0,790 | 0,0023 | 0,713 | 0,0092 | 0,751 | 0,0048 |
| 0,01 | 0,898 | 0,0001 | 0,819 | 0,0011 | 0,822 | 0,0010 |
| 0,1 | 0,829 | 0,0008 | 0,842 | 0,0006 | 0,829 | 0,0008 |

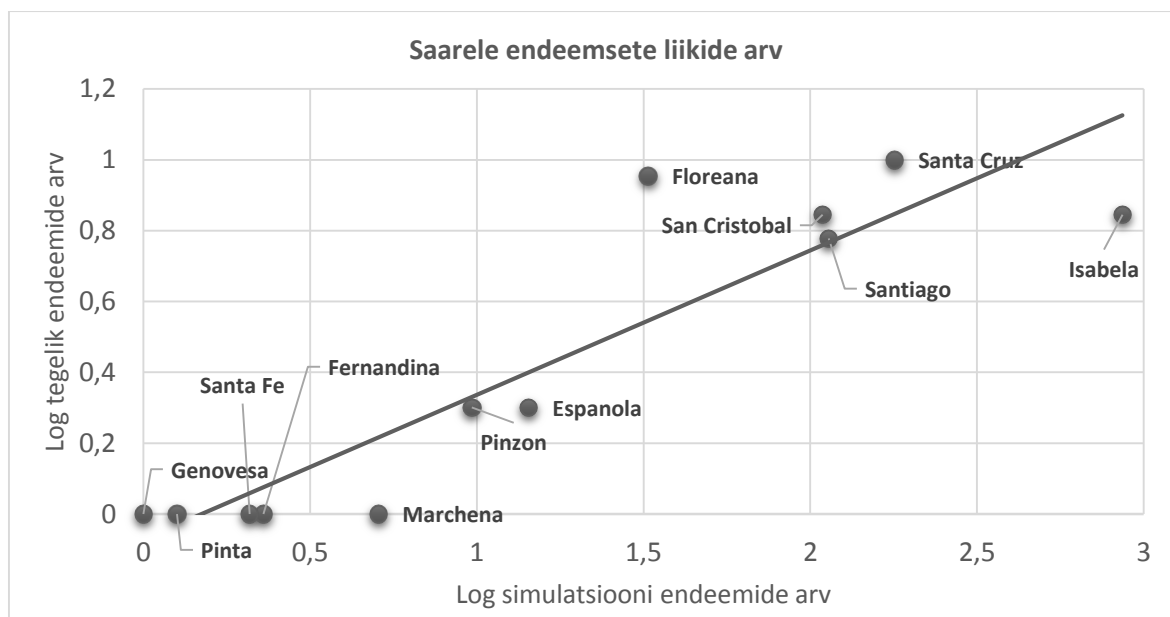


Joonis 17. Galapagose tegeliku ja simulatsiooni liigirikkuse korrelatsioon simulatsioonis, kus evolutsioon oli keskmine ja sisseränne väike. $r = 0,898$ $p = 0,0001$.

Endeemide arvu korrelatsioon tegelike andmetega jäi vahemikku 0,756 – 0,910 ning p-väärtused vahemikku <0,0001 – 0,0044. Korrelatsioon tegelike andmetega oli kõige tugevam simulatsioonis, kus evolutsioon oli suur (0,1) ja sisseränne väike (0,001) (tabel 15, joonis 18). Teised tugevad korrelatsioonid esinesid simulatsioonides, kus evolutsioon oli keskmine (0,01) ja sisseränne väike (0,001) ning evolutsioon väike (0,001) ja sisseränne suur (0,1). Teistest märgatavalt nõrgemad olid korrelatsioonid neis variantides, kus evolutsioon ja sisseränne olid kas ühtviisi suured (0,1 ja 0,1) või ühtviisi väga väiksed (0,001 ja 0,001).

Tabel 15. Galapagose endeemide arvu vastavus tegelikele andmetele erinevate sisserände ja evolutsiooni väärtuste juures. Tugevaimad korrelatsioonid on antud paksus kirjas.

| Sisseränne | 0,001 | | 0,01 | | 0,1 | |
|-------------|--------------|---------|-------|--------|--------------|--------|
| Evolutsioon | r | p | r | p | r | p |
| 0,001 | 0,760 | 0,0041 | 0,817 | 0,0012 | 0,887 | 0,0001 |
| 0,01 | 0,880 | 0,0002 | 0,830 | 0,0008 | 0,806 | 0,0015 |
| 0,1 | 0,910 | <0,0001 | 0,828 | 0,0009 | 0,756 | 0,0044 |

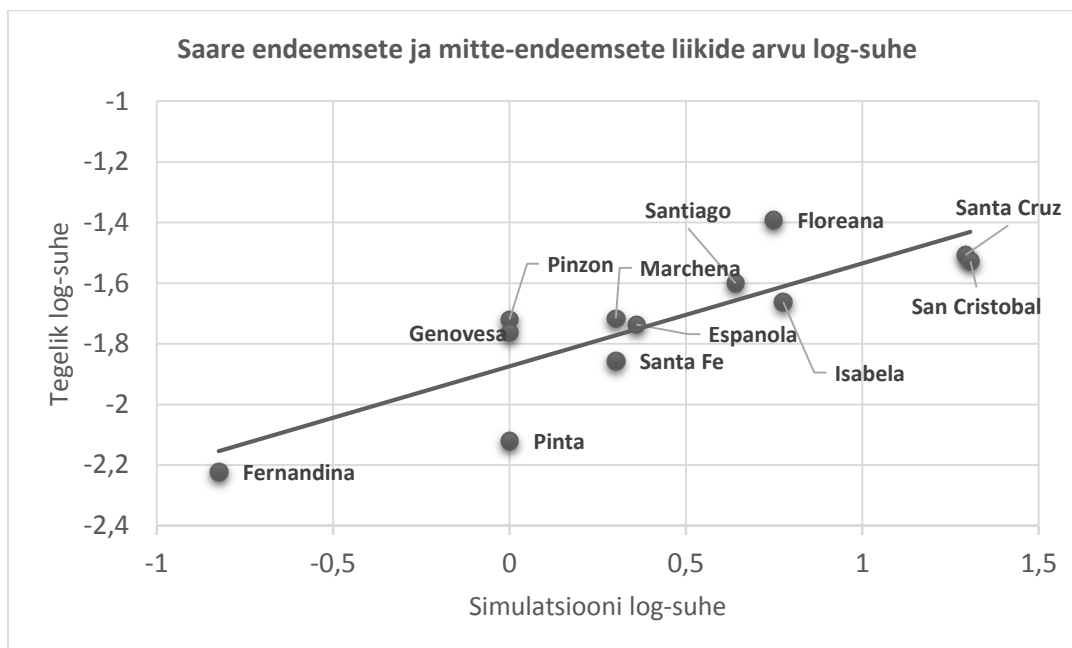


Joonis 18. Galapagose tegeliku ja simulatsiooni endeemide arvu korrelatsioon simulatsioonis, kus evolutsioon oli suur ja sisseränne väike. $r = 0,910$ $p < 0,0001$.

Endeemste ja mitte-endeemsete liikide osakaal korreleerus tegelike andmetega kõige tugevamalt simulatsioonis, kus sisseränne oli väike (0,001) ja evolutsioon keskmine (0,01) (tabel 16, joonis 19) ning simulatsioonides, kus sisseränne oli keskmine (0,01) ja evolutsioon väike (0,001) või keskmine (0,01) (tabel 16).

Tabel 16. Galapagose endeemsete ja mitte-endeemsete liikide log-suhte vastavus tegelikele andmetele erinevate sisserände ja evolutsiooni väärtuste juures. Tugevaimad korrelatsioonid on antud paksus kirjas.

| Sisseränne | 0,001 | | 0,01 | | 0,1 | |
|-------------|--------------|--------|--------------|--------|-------|--------|
| Evolutsioon | r | p | r | p | r | p |
| 0,001 | 0,739 | 0,0060 | 0,842 | 0,0006 | 0,752 | 0,0048 |
| 0,01 | 0,843 | 0,0006 | 0,826 | 0,0009 | 0,718 | 0,0085 |
| 0,1 | 0,813 | 0,0013 | 0,696 | 0,0120 | 0,791 | 0,0022 |



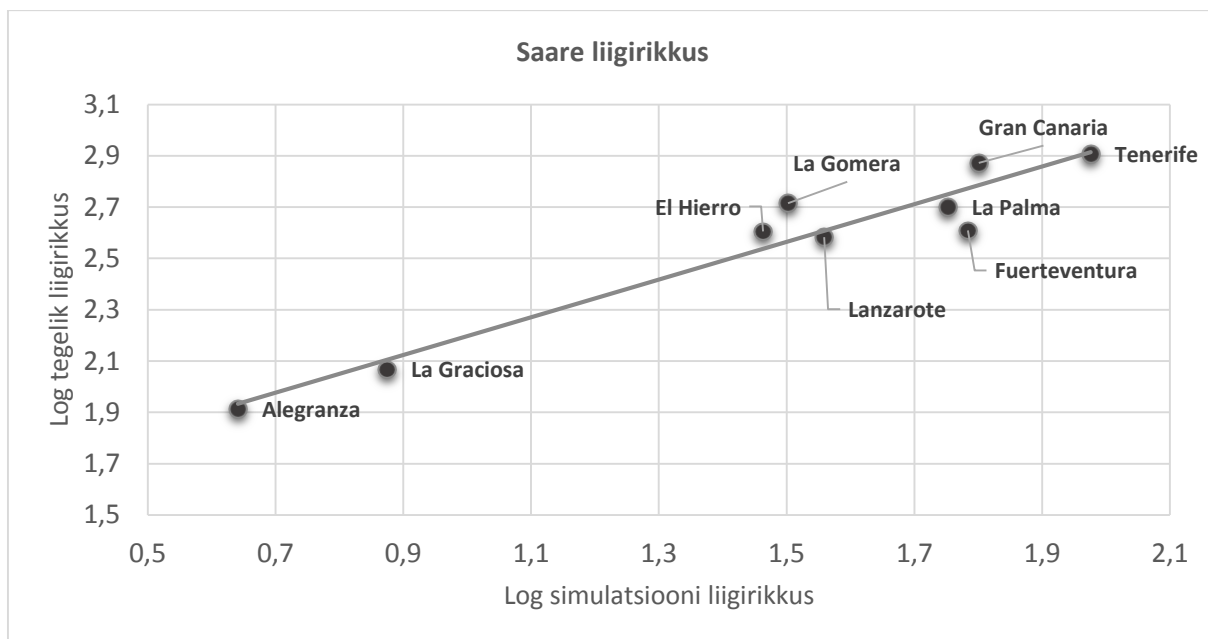
Joonis 19. Galapagose tegeliku ja simulatsiooni endeemsete ja mitte-endeemsete liikide log-suhe simulatsioonis, kus evolutsioon oli keskmine ja sisseränne väike. $r = 0,843$ $p = 0,0006$.

Kanaari saared

Kõigi üheksa simulatsiooni tulemused korreleerusid väga tugevalt tegelike liigirikkuse andmetega: kogu liigirikkuse korrelatsioon tegelike andmetega jäi vahemikku 0,932 – 0,964 ja p -väärtused vahemikku $<0,0001$ – 0,0003. Kuna kõigis simulatsioonides oli korrelatsioon väga tugev ning erinevused simulatsioonide tulemuste vahel olid väikesed, ei ole ilmselt korrektne lugeda ühegi simulatsiooni tulemust kõige paremaks. Vaadates tulemusi aga evolutsiooni väärtuste kaupa, võib näha, et reas, kus evolutsioon oli kõige väiksem (0,001), on korrelatsioonid suhteliselt madalamad; reas, kus evolutsioon on keskmine (0,01), on korrelatsioonid kõige kõrgemad; ning reas, kus evolutsioon on kõige suurem (0,1), on korrelatsioonid taas mõnevõrra madalamad (tabel 17). Tugevaimad korrelatsioonikordajad esinesid neis simulatsioonides, kus evolutsioon oli keskmine (0,01) ning sisseränne keskmine (0,01) või suur (0,1) (tabel 17, joonis 20). Paremuselt kolmanda tulemuse andis simulatsioon, kus evolutsioon oli suur (0,1) ja sisseränne väike (0,001).

Tabel 17. Kanaaride kogu liigirikkuse vastavus tegelikele andmetele erinevate sisserände ja evolutsiooni väärtuste juures Tugevaimad korrelatsioonid on antud paksus kirjas.

| Sisseränne | 0,001 | | 0,01 | | 0,1 | |
|-------------|--------------|--------|--------------|-----------|--------------|-----------|
| Evolutsioon | r | p | r | p | r | p |
| 0,001 | 0,932 | 0,0003 | 0,950 | 0,0001 | 0,942 | 0,0001 |
| 0,01 | 0,952 | 0,0001 | 0,964 | $<0,0001$ | 0,964 | $<0,0001$ |
| 0,1 | 0,951 | 0,0001 | 0,944 | 0,0001 | 0,948 | 0,0001 |



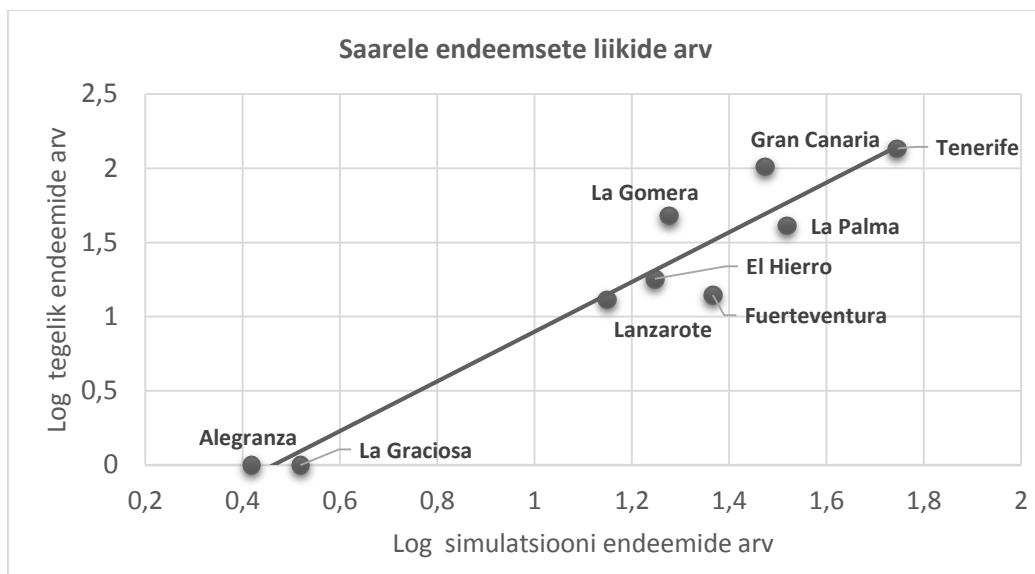
Joonis 20. Kanaaride tegeliku ja simulatsiooni liigirikkuse korrelatsioon simulatsioonis, kus evolutsioon oli keskmine ja sisseränne suur. $r = 0,964$ $p < 0,0001$.

Endeemide arvu korrelatsioon tegelike andmetega jäi Kanaaride puhul vahemikku 0,882 – 0,960 ning p -väärtused vahemikku $<0,0001$ – 0,0016. Teistest mõnevõrra tugevama korrelatsiooni andsid need simulatsioonid, kus sisseränne oli suur (0,1) ja evolutsioon väike või keskmine (0,001 või 0,01) (tabel 18, joonis 21).

Endeemsete ja mitte-endeemsete liikide log-suhe korreleerus tegelike andmetega kõige tugevamalt simulatsioonis, kus sisseränne oli keskmine (0,01) ja evolutsioon suur (0,1) (tabel 19, joonis 22). Statistiliselt ebaoluliseks osutusid korrelatsioonid simulatsioonides, kus sisseränne oli suur (0,1) ja evolutsioon oli väike (0,001) või keskmine (0,01).

Tabel 18. Kanaaride endeemide arvu vastavus tegelikele andmetele erinevate sisserände ja evolutsiooni väärtuste juures. Tugevaimad korrelatsioonid on antud paksus kirjas.

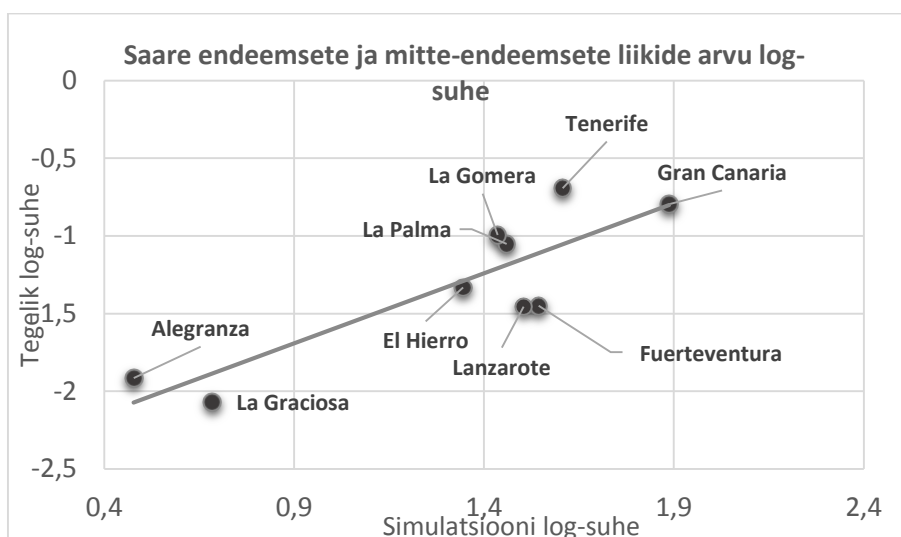
| Sisseränne | 0,001 | | 0,01 | | 0,1 | |
|--------------|----------|----------|----------|----------|--------------|-----------|
| Evolutsioon | r | p | r | p | r | p |
| 0,001 | 0,882 | 0,0016 | 0,937 | 0,0002 | 0,955 | 0,0001 |
| 0,01 | 0,913 | 0,0006 | 0,924 | 0,0004 | 0,960 | $<0,0001$ |
| 0,1 | 0,885 | 0,0015 | 0,888 | 0,0014 | 0,896 | 0,0011 |



Joonis 21. Kanaaride tegeliku ja simulatsiooni endeemide arvu korrelatsioon simulatsioonis, kus evolutsioon oli keskmine ja sisseränne suur. $r = 0,960$ $p < 0,0001$.

Tabel 19. Kanaaride endeemsete ja mitte-endeemsete liikide log-suhte vastavus tegelikele andmetele erinevate sisserände ja evolutsiooni väärtuste juures. Tugevaimad korrelatsioonid on antud paksus kirjas. Statistiliselt mitteolulised korrelatsioonikordajad on antud kaldkirjas.

| Sisseränne | 0,001 | | 0,01 | | 0,1 | |
|-------------|-------|--------|--------------|--------|--------------|--------|
| Evolutsioon | r | p | r | p | r | p |
| 0,001 | 0,698 | 0,0364 | 0,748 | 0,0204 | <i>0,581</i> | 0,1010 |
| 0,01 | 0,803 | 0,0092 | 0,786 | 0,0120 | <i>0,549</i> | 0,1254 |
| 0,1 | 0,803 | 0,0092 | 0,861 | 0,0029 | 0,723 | 0,0278 |



Joonis 22. Kanaaride tegeliku ja simulatsiooni endeemsete ja mitte-endeemsete liikide log-suhte simulatsioonis, kus evolutsioon oli suur ja sisseränne keskmine. $r = 0,861$ $p = 0,0029$.

5. ARUTELU

5.1. PARAMEETRITE JA PROTSESSIDE OLULISUSEST

5.1.1. Biogeograafiliste faktorite olulisus liigirikkuse kujunemisel: hüpoteetilised saarestikud

Hüpoteetiliste saarestikega tehtud simulatsioonides osutus olulisimaks liigirikkuse ja endeemsete liikide varieeruvust mõjutavaks teguriks saare pindala. Selline tulemus on oodatav ja kergesti seletatav, kuna pindala-liigirikkuse seost peetakse paikapidavamaks seoseks ökoloogias (Schoener 1976, Lomolino 2000b) ja väga paljud empiirilised tööd on leidnud, et pindala seletab kõige suuremat osa liigirikkuse varieeruvusest saarte vahel (nt Willerslev jt 2002, Price 2004, Kreft jt 2008).

On aga ka pakutud ja leitud, et mitte pindala iseenesest, vaid hoopis elupaikade mitmekesisus, mis on otseses sõltuvuses pindalast, võib olla liigirikkust määrav tegur (Ricklefs ja Lovette 1999, Whittaker, Fernandez-Palacios 2007, Triantis jt 2008). Et hüpoteetiliste saarestikega tehtud simulatsioonis puudusid sellised pindalaga korreleeruvad tegurid, näitab see tulemus, et pindalal üksi, ilma muude korreleeruvate teguriteta, võib olla liigirikkusele väga tugev mõju. Kasutatud simulatsioonis saab pindala-liigirikkuse seos tekkida mitme mehhanismi toimel: kas seetõttu, et suuremad saared on migrantidele tõenäolisemalt juhuslikuks maandumispaiaks või seetõttu, et suurematel saartel sureb vähem liike konkurentsi käigus välja, kuna liigid satuvad vähem tõenäoliselt kokku. Sisuliselt vastavad need mehhanismid sihtmärgi pindala hüpoteesile (Gilpin ja Diamond 1976) ning MacArthuri ja Wilsoni teooria (1967) ühele põhiteesile, et suuremal saarel sureb vähem liike välja. Kolmas võimalus on, et suurem liigirikkus tuleneb sellest, et suurele saarele mahub rohkem isendeid, mis saavad olla rohkematest liikidest.

Tugev korrelatsioon leiti ka liigirikkuse ja saare elupaikade mitmekesisuse vahel, samuti endeemide arvu ja elupaikade arvu vahel. Erinevalt looduses tihti esinevast olukorrast ei korreleerunud simulatsioonides elupaikade arv saare pindalaga – simulatsioonis, mis kontrollis elupaikade arvu mõju liigirikkusele, olid kõik saared ühesuurused. Seega võib neist tulemustest järeldada, et nii elupaikade arv kui ka pindala on eraldi tugevad liigirikkust mõjutavad tegurid. Siinses töös testiti taotluslikult nende tegurite mõju eraldi, kuid edaspidi oleks huvitav uurida ka nende koosmõjusid.

Statistiliselt oluliseks osutus ka erinevus üksiku saare ja sama suure saarestiku liigirikkuse vahel, kusjuures liigirikkus saarestikus oli suurem kui liigirikkus üksikul saarel. Seda tulemust

võib pidada teatud määral üllatavaks, kuna maastikuökoloogias on näidatud, et koosluste killustumine vähendab liigirikkust elupaigalaikudes (nt Rojas jt 2011), mistõttu võiks arvata, et ka saarestikus on liigirikkus väiksem kui saarestiku kogupindalaga üksikul saarel. Vastupidise efekti põhjuseks saarestikes on ilmselt saartevahelisest levimisbarjäärist põhjustatud liigiteke, mille olulisust on paljudes ookeanisaarestikes ja väga erinevate liigirühmade puhul näidatud (nt Francisco-Ortega jt 1995, Baldwin 1997, Percy 2004). Siin töös kasutatud simulatsioonis puudus mehhanism, mis oleks suurendanud tõenäosust ühe liigi eri saartel asuvatel populatsioonidel muutuda erinevateks liikideks, kuna liigiteke oli konkreetne hetkega toimuv sündmus ja kui uus liik oli juba tekkinud, siis populatsioonide kokkupuutumine neist enam ühte liiki nii või teisiti teha ei saanud. Saare ja saarestiku vahelise liigirikkuse erinevust põhjustavaks mehhanismiks oli simulatsioonis aga tõenäoliselt see, et mingil saarel tekkinud väga tugeva konkurentsivõimega liik ei saanud kogu saarestiku ulatuses nii kergelt levida ja teisi liike välja tõrjuda kui üksikul saarel.

Saarte vanus ei osutunud hüpoteetiliste saarestike puhul statistiliselt oluliseks liigirikkust või endeemide arvu varieeruvust seletavaks faktoriks, kuigi mitmed maailma saarestikes tehtud tööd on näidanud, et liigirikkus on suurem vanematel saartel (nt Price 2004, Triantis jt 2008, Keppel jt 2009). Põhjus võib olla selles, et saare vanuse mõju sai simulatsioonis avalduda vaid otseselt, st migrantidele eksponeeritud olemise aja kaudu. Tegelikult avaldub saare vanuse mõju liigirikkusele ka kaudselt ja keerukamalt, nt geomorfoloogiliste muutuste ning elupaikade mitmekesisuse muutumise kaudu (Whittaker jt 2008). Selle seletusega on vastuolus asjaolu, et töö teises osas, tegelike saarestikega tehtud katsetes muutis täpselt samal meetodil saarte vanuse lisamine enamikul juhtudel mudelit täpsemaks. Tõenäolisem on, et hüpoteetiliste saartega tehtud simulatsioonides olid saared niivõrd väikesed ja süsteem nii lihtne, et vanematel saartel jõudis liigirikkus väheneda tugevate konkurentide kiire levimise tõttu. Seda näitab ka asjaolu, et saarte vanuse ja liigirikkuse, samuti saarte vanuse ja endeemsete liikide arvu vahel esines nõrk negatiivne seos.

5.1.2. Ookeanisaarestike liigirikkuse tekkimine: tegelike saarestike mudelid

Biogeograafiliste faktorite järkjärguline lisamine simulatsioonile

Töö hüpoteesiks oli, et saarte vanuste ja elupaikade mitmekesisuse lisamine saarte geograafiale parandab simulatsiooni kirjeldusvõimet. Hoolimata pindala tugevast mõjust võib siiski öelda, et hüpotees leidis toetust. Kuigi simulatsioonid, mis sisaldasid vaid saarte geograafiat, kirjeldasid kõigi saarestike elurikkust hästi, parandas teiste biogeograafiliste tegurite, nagu saarte vanuse ja elupaikade arvu lisamine mudelile kõigi simulatsioonide kirjeldusvõimet

veelgi. Saarestike vahel esines erinevus selles, milliste biogeograafiliste tegurite kombinatsioon andis tegelike andmetega tugevaima korrelatsiooni. See näitab, et kuigi pindala mõju liigirikkusele on väga tugev, ei ole teiste tegurite mõju selle kõrval siiski olematu, nagu on näidanud ka mõned empiirilised tööd (nt Triantis jt 2008, Price 2004, Weigelt ja Kreft 2012). See, millised tegurid lisaks pindalale ja mil määral liigirikkust mõjutavad, erineb saarestike lõikes ja oleneb tõenäoliselt saarestiku ajaloost ja omadustest.

Hawaii puhul esines tugevaim korrelatsioon tegelike andmetega simulatsioonis, kus saarte geograafia oli lisatud saarte elupaikade mitmekesisus, kuid polnud lisatud vanuseid ning vanuste lisamine simulatsioonile ei muutnud tulemuste korrelatsiooni tegelike andmetega tugevamaks. On igati ootuspärane, et elupaikade mitmekesisus simulatsiooni kirjeldusvõimet parandas, kuna Hawaii saarestikus esineb kõrgete ja erodeerunud saarte vahel märkimisväärne erinevus elupaikade mitmekesisuses (Price 2004).

Et saarte vanus oluliseks ei osutunud, on ka üpris kergesti seletatav: see tuleneb ilmselt sellest, et simulatsioonis ja looduses oli vanuse mõju mehhanism erinev. Simulatsioonis kajastus see võimalikele migrantidele kauem eksponeeritud olemise, samuti pikemaajaliste konkurentsuhete toimimise kaudu, millest esimene peaks viima positiivse liigirikkuse-vanuse seoseni. Tegelikult mõjutab Hawaii saarestikus saare vanus liigirikkust tõenäoliselt aga hoopis kaudselt. Mitmed Hawaiiil tehtud tööd erinevate organismirühmade, nt putukafauna (Peck jt 1999) ja maatigude (Cowie 1995) kohta on leidnud negatiivse korrelatsiooni liigirikkuse ja saare vanuse vahel. Selle põhjuseks võib olla tõsiasi, et Hawaii saarestikus esineb tugev negatiivne korrelatsioon saarte pindala ja vanuse vahel, samuti asjaolu et vanemad saared on elupaikade poolest vaesemad (Price 2004). Price (2004) leidis Hawaii saarte õistaimede liigirikkuse uurimisel, et saare pindala ja vanuse mõju liigirikkusele erines elupaikade lõikes. Kui kogu saarte ja rannikuelupaikade liigirikkus oli saare vanusega negatiivses korrelatsioonis, siis parasniiskete ja niiskete elupaikade liigirikkus oli saare vanusega positiivses korrelatsioonis, kusjuures vanuse mõju liigirikkusele oli neis elupaikades olulisem kui pindala mõju. Seejuures olid parasniisked ja niisked elupaigad ainsad, kus pindala ja vanus omavahel ei korreleerunud, mis lubab teha järeldusi vanuse mõju kohta üksi. Seega võib arvata, et enamike liigirühmade ja koosluste puhul puudub Hawaii saarestikus vanuse iseseisev mõju liigirikkusele.

Vastupidiselt Hawaii saartele esines Galapagose saarestiku puhul tugevaim korrelatsioon simulatsioonis, kus kaasatud olid saarte vanused, kuid mitte elupaikade mitmekesisust ja viimaste lisamine ei parandanud märkimisväärselt mudeli kirjeldusvõimet. Eriti silmatorkav on

vanuse korrelatsiooni parandav roll endeemide puhul, kus nii elupaikade mitmekesisusega kui ka ilma on vanusega variandi korrelatsioon tähelepanuväärselt suurem kui ilma vanuseta simulatsioonil. See tulemus on erinev nt Willerslevi jt (2002) Galapagose soontaimede liigirikkuse ja geograafiliste parameetrite seoseid uurinud tööst, kus ei leitud liigirikkuse ega endeemide arvu seost vanusega. Willerslev jt (2002) pakuvad võimaliku põhjusena välja selle, et Galapagose saarte vanused on ebatäpselt määratud, samuti rõhutavad nad, et kuna pindala seletab nende analüüside põhjal 90% liigirikkuse erinevustest, on keeruline eristada vanuse mõju juhuslikust muutlikkusest. Käesolevas töö tulemuste põhjal võib aga arvata, et vähemalt endeemsete liikide puhul ei ole vanuse mõju juhuslik.

Seevastu elupaikade lisamine Galapagose mudelile pigem isegi vähendas simulatsiooni kirjeldusvõimet. See võib tuleneda näiteks sellest, et saarte kõrgus, mille järgi elupaikade arv saarel määrati, ei iseloomusta mingil põhjusel Galapagose puhul hästi elupaikade mitmekesisust või siis kompenseerib mõni muu tegur, mida simulatsioon ei arvesta, elupaikade mitmekesisusest tulenevat erinevust. Van der Werff (1983) on leidnud, et Galapagose kuivade elupaikade floora liigirikkus on tugevamas korrelatsioonis pindalaga ja niiskete elupaikade floora liigirikkus saare kõrgusega. Willerslev jt (2002) leidsid lihtregressiooni analüüsil olulise seose saare kõrguse ja liigirikkuse vahel Galapagose saarestikus, kuid mitmese regressiooni puhul osutus kõrgus statistiliselt mitteoluliseks teguriks, kuna esineb tugev korrelatsioon saare kõrguse ja pindala vahel.

Kanaaride puhul käitus simulatsioon kõige ootuspärasemalt: nii elupaikade mitmekesisuste kui ka vanuste lisamine parandasid simulatsiooni kirjeldusvõimet ning neljas simulatsioon, mis kasutas neid mõlemaid koos, andis tegelike andmetega kõige tugevamalt korreleeruva tulemuse nii kogu liigirikkuses kui ka endeemide arvus. See annab alust arvata, et Kanaaridel on lisaks pindalale nii saarte vanustel kui ka elupaikade mitmekesisusel oluline mõju liigirikkuse kujunemisele. Zobel jt (2011) on leidnud, et Kanaari saartel korreleerub endeemsete soontaimeliikide arv kõige tugevamalt sobiva elupaiga ajaloolise pindalaga, kuid ka saare vanuse ja isolatsiooniga. Mitte-endeemsete looduslike liikide arv, samuti kogu liigirikkus korreleerus Zobeli jt (2011) tulemuste järgi kõige tugevamalt sobiva elupaiga keskmise kõrgusega, aga ka saare vanuse ja elupaiga pindalaga.

Põhjus, miks tugevaim korrelatsioon esines erinevatel saarestikel erinevate kombinatsioonide juures, võib lisaks ülal käsitletule olla vähemalt osaliselt ka tehniline: mingil põhjusel võib ühe

saarestiku vanuste või elupaikade mitmekesisuse defineerimine olla olnud täpsem kui teisel, näiteks algandmete erineva kvaliteedi tõttu.

Sisserände ja evolutsiooni osatähtsus liigirikkuse kujunemisel

Ka evolutsiooni ning immigratsiooni osatähtsus liigirikkuse kujunemise protsessis erines saarestike vahel. Töö hüpoteesiks oli, et parameetrite kombinatsioon, mille juures simulatsioon annab tegelikkusega kõige paremini vastavuses olevaid tulemusi, sõltub saarestiku isolatsioonist nii, et rohkem isoleeritud saarestike puhul on olulisemaks protsessiks evolutsioon ning mandrilähedaste saarestike puhul sisseränne.

Üldjoontes vastasid tulemused hüpoteesidele – seda vähemalt kogu liigirikkuse puhul, endeemide puhul olid tulemused vastuolulisemad. On tähelepanuvääriv, et mitte ühegi saarestiku kogu liigirikkuse kujunemist ei sobinud kõige paremini kirjeldama sellised simulatsioonid, kus sisseränne oleks suur või evolutsioon väike, mida võib pidada tõepäraseks tulemuseks ookeanisaarestike kohta üldiselt.

Hawaii puhul korreleerus kogu liigirikkus tegelike andmetega kõige tugevamalt simulatsioonis, kus evolutsioon oli suur ja sisseränne väike, mis sobib väga hästi iseloomustama Hawaiid kui väga isoleeritud saarestikku ning kinnitab arusaama, et Hawaiil on evolutsioon mänginud liigirikkuse kujunemisel olulisemat rolli kui sisseränne (Wagner ja Funk 1995). Wagner jt (1990) on pakkunud, et Hawaii saarestiku ligikaudu 1000 liigist koosnev floora on kujunenud 270 – 280 asustamissündmuse tagajärjel. Kohapealse liigitekke olulisust on näidanud ka väga paljud Hawaii elustiku uuringud (nt Lindqvist ja Albert 2002, Carlquist jt 2003, Givnish jt 2009, Cantley 2014).

Samas olid sellele tulemusele väga lähedased veel nelja simulatsiooni tulemused, mille puhul ei ole parameetrid sugugi sama loogiliselt seletatavad. Endeemide puhul olid tulemused aga hoopis vastupidised: tugeva korrelatsiooni andsid need simulatsioonid, kus evolutsioon oli väike ja sisseränne väike või keskmine. Endeemsete ja mitte-endeemsete liikide log-suhte tugevaimad korrelatsioonid on jällegi hästi seletatavad: korrelatsioon oli teistest tugevam simulatsioonides, kus sisseränne oli väike ja evolutsioon keskmine või suur ning simulatsioonis, kus sisseränne oli keskmine ja evolutsioon suur ehk nende variantide puhul, kus evolutsioon oli sisserändest suurem.

Galapagosel korreleerus liigirikkus tegelike andmetega kõige tugevamalt simulatsioonis, kus evolutsioon oli keskmine ja sisseränne väike. Seda tulemust võib pidada Galapagose puhul hästi seletatavaks: madal sisseränne iseloomustab Galapagose võrdlemisi suurt isoleeritust ning

keskmise evolutsioonimäär ookeanisaarestiku kohta madalat liigi- ja endeemiderikkust (Chiarucci jt 2010). Tugevuselt järgmise korrelatsiooni andnud simulatsioon, kus evolutsioon oli suur ja sisseränne keskmine, vastab samasugusele mudelile, kus sisseränne oli evolutsioonist väiksem, kuid nende erinevus ei olnud maksimaalne. Vaadates tulemuste tabelit veergude (st sisserände väärtuste) või ridade (evolutsiooni väärtuste) kaupa, võib näha, et igas veerus ja reas oli tugevaim korrelatsioon neis simulatsioonides, kus evolutsioon oli kas suurem või sama suur kui sisseränne. Kui evolutsioon oli väike, oli parim tulemus simulatsioonis, kus sisseränne oli samuti väiksem. Seega oli Galapagose kogu liigirikkuse puhul igal juhul eelistatud olukord, kus evolutsioon ei olnud sisserändest väiksem, mis vastab hästi hüpoteesile, et Galapagosel, kui isoleeritud ookeanisaarestikus, on liigirikkuse kujunemisel evolutsioon olnud olulisem kui sisseränne. Tähelepanuväärselt nõrgimad olid korrelatsioonid simulatsioonides, kus evolutsioon oli väike ja sisseränne keskmine või suur, mis samuti sobib hästi isoleeritud ookeanisaarestikule.

Kuigi need tulemused sobivad hästi püstitaud hüpoteesiga, annavad Galapagose saarte madal liigirikkus ja väike endeemide osakaal tegelikult alust arvata, et kohapealne liigiteke ei ole seal sugugi väga intensiivne olnud. Selle põhjuseks arvatakse olevat nooremate saarte vulkaaniline aktiivsus ja kuiv kliima (Chiarucci jt 2010). Vargas jt (2012) on leidnud, et Galapagose 509 looduslikust taimeliigist koosnev floora on kujunenud 372 asustamissündmuse tagajärjel, mis näitab pigem sisserände suuremat olulisust liigirikkust kujundava protsessina.

Galapagose endeemide arv korreleerus kõige paremini tegelike endeemide arvuga selles simulatsioonis, kus evolutsioon oli väike ja sisseränne suur. Samas oli sellest vaid napilt väiksem korrelatsioon täpselt vastupidises variandis, kus evolutsioon oli suur ja sisseränne väike. Sellest võib ehk järeldada, et endeemide arvu seisukohast oli oluline vaid nende kahe protsessi summaarne efekt, mitte see, kumb protsess parajasti domineeris. Selle tõestuseks võib pidada ka asjaolu, et teistest märgatavalt nõrgemad olid korrelatsioonid neis variantides, kus evolutsioon ja sisseränne olid kas ühtviisi suured või ühtviisi väga väikesed.

Galapagose endeemsete ja mitte-endeemsete liikide log-suhte korrelatsioon tegelike andmetega oli teistest tugevam simulatsioonides, kus sisseränne oli väike ja evolutsioon keskmine ning simulatsioonis, kus sisseränne oli keskmine ja evolutsioon väike või keskmine. Hawaiiiga võrreldes on Galapagosel tegelikkusele paremini vastavad tulemused nihkunud seega madalama evolutsiooni suunas, samal ajal kui kõige tugevamaid korrelatsioone andvad sisserändeparameetrid on neil kahel saarestikul ühesugused.

Kanaaride puhul andsid kõik simulatsioonid väga tugevaid korrelatsioone nii kogu liigirikkuse kui ka endeemide arvu osas. Kogu liigirikkuses osas olid korrelatsioonid mõnevõrra teistest tugevamad neis simulatsioonides, kus evolutsioon oli keskmine. Sisserände parameetrite kaupa sellist liigitust teha ei saa: tulemused sõltusid enam evolutsiooni kui sisserände määra. Kõige suuremad korrelatsioonikordajad esinesid simulatsioonides, kus sisseränne oli keskmine või suur ning evolutsioon keskmine. Endeemsete ja mitte-endeemsete liikide log-suhe korreleerus tegelike andmetega teistest märgatavalt paremini selles simulatsioonis, kus sisseränne oli keskmine ja evolutsioon suur. Need tulemused sobivad hästi kirjeldama mandrilähedast, ent samas väga liigirikast ja endeemiderohket Kanaari saarestikku.

Kuigi Kanaaride mandrilähedus annaks alust eeldada, et kohapealne liigiteke on olnud seal väheoluline, on elupaikade mitmekesisus tinginud Kanaaridel märkimisväärselt suurema seemnetaimede endeemsusprotsendi kui näiteks Galapagosel (Chiarucci jt 2010). Paljudes Kanaaride taimerühmades on näidatud kohapealse liigitekke olulisust, teiste hulgas näiteks perekondades hõbekakar (*Argyranthemum*) (Francisco-Ortega ja Jansen 1995), piimohakas (*Sonchus*) (Kim jt 1996) ning ussikeel (*Echium*) (Böhle jt 1996).

Nende tulemustega vastuolus on tulemused endeemide arvu osas: korrelatsioon oli teistest mõnevõrra tugevam simulatsioonides, milles sisseränne oli suur ja evolutsioon väike või keskmine.

Kui biogeograafiliste faktorite järkjärgulisel lisamisel mudelile langesid tulemused kogu liigirikkuse ja endeemide kohta enamasti kokku, siis evolutsiooni ja sisserände osatähtsuste uurimisel andsid need kaks uuritavat suurust tihti peale erinevaid tulemusi. Lisaks sellele, et kogu liigirikkuse ja endeemide kaudu saadud tulemused ei langenud tihti kokku, on märgatav ka see, et endeemide kohta saadud tulemused on oluliselt vastuolulisemad ja halvemini seletatavad kui kogu liigirikkuse kohta saadud tulemused. Põhjuseks võib olla, et kasutatud simulatsioon jäljendas paremini kogu liigirikkuse kujunemist ning liigilise koosseisu ja endeemsete liikide osakaalu õigeks jäljendamiseks on tarvis täpsemat mudelit. Näiteks võib endeemide arvu realistlikuks matkimiseks olulisem olla tõepärasem liikide saartevaheline levimissagedus, mis praeguses simulatsioonis võis jääda liiga väikeseks, mistõttu endeemsus saartel oli väga kõrge.

Kokkuvõtvalt saab öelda, et nii saarestike lõikes, kui ka kogu liigirikkuse ja endeemide vahel erines nii tugevaima korrelatsiooni andnud parameetrite kombinatsioon, kui ka see, milline muutus parameetrites avaldas suurimat mõju mudeli kirjeldusvõime muutumisele. Näiteks

Galapagose kogu liigirikkuse puhul paistis olevat olulisim, et evolutsioon ei oleks väiksem kui sisseränne, sama saarestiku endeemide puhul oli oluline kahe protsessi koguefekt; Kanaaride kogu liigirikkuse puhul avaldas enam mõju evolutsiooni väärtus ja Kanaaride endeemide puhul pigem sisserände väärtus.

5.2. PEAMISED JÄRELDUSED

- Pindala on väga oluline liigirikkust mõjutav tegur ja seda ka ilma elupaikade mitmekesisuse vahendatud mõjuta.
- See, millised tegurid ja mil määral peale pindala veel saarelist liigirikkust mõjutavad, erineb saarestike kaupa ja oleneb tõenäoliselt saarestiku ajaloost ja omadustest.
- Evolutsiooni ja sisserände olulisus liigirikkuse kujunemisel sõltub saarestike omadustest ja erinevused on enamasti seletatavad saarestiku isolatsiooniga, kuid sõltuvad ka saarestiku elupaikade mitmekesisusest.

5.3. VÕIMALUSED MUDELI TÄPSUSTAMISEKS JA EDASISED UURIMISKÜSIMUSED

Käesolevas töös tehtud simulatsioonides tekkisid saared tänapäevase pindalaga ja püsisid muutumatuna kogu simulatsiooni jooksul. Tegelikult muutuvad saare arengutsükli jooksul nii selle pindala, kõrgus kui ka elupaikade mitmekesisus (Whittaker jt 2008), millest omakorda sõltub nii saare liigirikkus (MacArthur ja Wilson 1967, Whittaker jt 2008) kui ka tõenäoliselt see, kui palju liike saab sellelt saarelt levida teistele saartele (Hanski 2001, Weigelt ja Kreft 2012). Seda arvesse võttes võiks simulatsioone täiendada nii, et saared oma olemasolu jooksul ka n-ö geomorfoloogiliselt muutuksid.

Senise meetodi juurde jäädes annab saarte geomorfoloogiline muutlikkus siiski alust üheks võimalikuks mudeli täpsustuseks. Ookeanisaared usutakse olevat geoloogiliselt ebastabiilsed: vulkaanipursked või maanhked võivad esineda koloniseerimise, liigitekke ja evolutsiooniga samas ajaskaalas (Heaney 2000) ning võivad põhjustada suuri muutusi saare elustikus, kuni kogu kohaliku elustiku väljasuremiseni (Whittaker ja Fernandez-Palacios 2007). Siinses töös kasutati saare vanusena aega saare tekkimisest tänapäevani, ent kirjeldatud geoloogilise ebastabiilsuse tõttu võib olla täpsem kasutada hoopis n-ö maapinna vanust (*surface age*) ehk seda aega, mille jooksul on elustik saanud saarel katkematult areneda.

Käesolevas töös kasutati saartel kuni kahte erinevat elupaika ja see, kas saarel oli üks või kaks elupaika, sõltus saare kõrgusest, eeldusel, et kõrgematel saartel on rohkem erinevaid elupaiku. Edaspidi võiks proovida mudelit täpsustada rohkemate elupaikadega. See võimaldaks eristada ka üksteisega elupaikade poolest sarnasemaid ja erinevamaid saari ja nii oleks siinses töös kasutatud simulatsiooni abil võimalik edaspidi uurida ka liikide saarestikusiseste levimismustrite sõltuvust saarte elupaikadest ja lähestikku asuvate saarte sarnasusest. Levimismustrite uurimine eeldab ka sellise levimisparameetri leidmist, mis jäljendaks kõige paremini uuritava organismirühma levimisvõimet. Selliste täpsustuste tegemisel võiks tõenäoliselt ka paraneda simulatsiooni kirjeldusvõime ja tulemuste ühesus endeemsete liikide kohta.

KOKKUVÕTE

Hoolimata sellest, et ookeanisaared on sajandeid olnud loodusteadlaste erilise huvi objektiks, on endiselt aktuaalseteks uurimisteedeks nii saarte liigirikkust kujundavad biogeograafilised faktorid kui ka protsessid. Aastakümneid on saarte biogeograafia juhtivaks paradigmat olnud Robert H. MacArthuri ja Edward O. Wilsoni 1967. aastal ilmunud saarte biogeograafia tasakaaluteooria, ent paljud teadustööd (nt Bush ja Whittaker 1991, Brown ja Lomolino 2000, Heaney 2007) on tähelepanu juhtinud selle mudeli mitmetele kitsaskohtadele, millest olulisimaks võib ilmselt pidada kohapealse liigitekke puudumist, mis isoleeritud ookeanisaarestike puhul võib osutada ekslikuks eelduseks (Lomolino 2000a). Samuti pakutakse saarte liigirikkuse uurimiseks jätkuvalt uusi vahendeid (nt Sanmartin jt 2008, Gravel jt 2011, Gray ja Cavers 2014), sealhulgas on koos arvutiteaduste arenguga võimalikuks saanud ja tasapisi populaarsust kogumas ka arvutisimulatsioonide kasutamine.

Käesoleva magistritöö eesmärgiks oli uurida isendipõhise arvutisimulatsiooni abil erinevate biogeograafiliste faktorite ja protsesside osatähtsust ookeanisaarestike seemnetaimede liigirikkuse kujunemisel. Töö peamisteks hüpoteesideks oli, et saarte vanuste ja elupaikade mitmekesisuse lisamine saarte geograafiale parandab simulatsiooni kirjeldusvõimet ning et see, milline sisserände-evolutsiooni kombinatsioon annab tegelikkusega kõige paremini vastavuses olevaid tulemusi, sõltub saarestiku isolatsioonist.

Töö koosnes kahest osast. Esimeses osas kasutati hüpoteetilisi saarestikke ning otsiti seoseid liigirikkuse parameetrite ning saare pindala, vanuse ja elupaikade mitmekesisuse vahel. Töö teises osas rekonstrueeriti võimalikke seemnetaimede liigirikkuse tekkimise stsenaariumeid kolmes ookeanisaarestikus: Hawaii, Kanaari ja Galapagose saartel. See töö osa jagunes omakorda kaheks: esiteks uuriti mudeli käitumist biogeograafiliste faktorite järkjärgulisel lisamisel ning teiseks püüti leida, millise evolutsiooni ja sisserände vahekorra juures korreleeruvad simulatsiooni tulemused kõige paremini tegelike elurikkuse andmetega. Analüüsiti saarte tegelikku kogu liigirikkust, endeemide arvu ning endeemsete ja mitte-endeemsete liikide suhet.

Töö esimeses osas leiti, et nii saare kogu liigirikkus kui ka endeemsete liikide arv korreleeruvad oluliselt saare pindala ja elupaikade mitmekesisusega. Oluliseks liigirikkuse mõjutajaks osutus ka saarelisus: ühe suure saare ning sama suure kogupindalaga saarestiku liigirikkuse

võrdlemisel leiti statistiliselt oluline erinevus, kusjuures saarestiku kogu liigirikkus oli suurem kui ühe suure saare liigirikkus.

Töö teises osas leiti, et see, milliste biogeograafiliste faktorite kombinatsiooniga simulatsioon annab tegelike andmetega kõige paremini korreleeruva tulemuse, erineb saarestike vahel ja sõltub tõenäoliselt saarestiku omadustest. Näiteks Hawaii puhul parandas märkimisväärselt korrelatsiooni saarte elupaikade mitmekesisuse lisamine, Galapagose puhul seevastu oli simulatsiooni kirjeldusvõimet parandavaks faktoriks saarte vanus. Ka sisserände ja evolutsiooni parameetrite manipuleerimisel erinesid tulemused saarestike vahel ning enamasti olid erinevused seletatavad saarestiku isolatsiooniga, kuid mõnel juhul ka saarestiku elupaikade mitmekesisusega.

Kasutatud simulatsioone saaks edaspidi täiendada nii, et saared oma olemasolu jooksul ka n-ö geomorfoloogiliselt muutuksid, samuti võiks proovida rohkemate erinevate elupaikade lisamist saartele. Selliste täpsustuste tegemisel saaks sama simulatsiooni abil uurida ka näiteks liikide saarestikusiseste levimismustrite sõltuvust saarte elupaikadest ja lähestikku asuvate saarte sarnasusest.

BIODIVERSITY ON OCEANIC ISLANDS: HOW COMPUTER SIMULATIONS APPLY TO REALITY?

SUMMARY

Despite the fact that oceanic islands have been in the center of interest of the naturalists for centuries, there are still many unanswered questions about processes and factors affecting the species richness on islands. For decades, the leading paradigm of island biogeography has been the equilibrium theory of island biogeography, created by Robert H. MacArthur and Edward O. Wilson in 1960s (MacArthur and Wilson 1967), but lately a great body of work (e.g Bush and Whittaker 1991, Brown and Lomolino 2000, Heaney 2007) has drawn attention to the several shortages of their model, of which the absence of evolution can probably be considered as the most important one. But not only our knowledge of oceanic islands' species richness, but also the methods for studying it, are developing. With rapid progress in computer sciences, the computer simulations have become a powerful tool to investigate the biodiversity patterns.

The aim of this thesis was to examine the role of different biogeographical factors and processes in the development of vascular plant species richness in oceanic archipelagos by using an individual-based computer simulation. It was hypothesized, that when island age and habitat diversity are included to the model, the predictive power of the simulation is higher than without those factors. Second hypothesis was, that the combination of immigration and evolution rates, that makes the most accurate predictions about the vascular plants species richness in oceanic archipelagos, depends on the isolation of the archipelago.

The work consisted of two parts. In the first part, hypothetical archipelagos were used to study relationships between species richness and island characteristics, such as the island area, age and habitat diversity. In the second part, different development scenarios of plant species richness in three well studied oceanic archipelagos of the world (Hawaii, Galapagos and Canary Islands) were reconstructed. First, the predictive factors as island area, habitat diversity and island age were used in simulation in different combinations, to find out which of them have significant effect on biodiversity. Second, the evolution and immigration rates were manipulated to find the combination, that makes the most realistic predictions about total species richness, endemic species number and the log-ratio of endemics to nonendemics.

In the first part, it was found that both the total species richness and endemic species number were significantly correlated to the island area and habitat diversity of the island. The influence

of insularity was also important: total species richness on a single island was significantly smaller than in an archipelago with equal area.

The results of the second part showed that combination of biogeographical factors, that provided the results with strongest correlation to the actual data, differed between archipelagos and was probably dependent on the archipelago properties and history. For example, island age improved the predictive power of the simulation about Galapagos biodiversity, while for Hawaii, habitat diversity seemed to be more important. The role of evolution and immigration also differed between archipelagos. In most cases the differences can be explained with archipelago isolation, but in some cases also with habitat diversity.

Simulation used in this work could be further improved by including geomorphological changes of island life cycle and by adding more environments to the islands. Such adjustments would allow us to use the simulation for further studies on patterns of inter-island dispersal and their dependence on habitat similarity of neighboring islands.

TÄNUAVALDUSED

Soovin tänada oma juhendajat Meelis Pärtelit meeldiva koostöö ning igakülgse abi ja nõuannete eest töö koostamisel. Samuti tänan Kärt Einastot kaartide kujundamise eest ja Kadri Jõksi töö keeleteoimetuse eest.

KIRJANDUS

- Arrhenius, O. (1921) Species and area. *Journal of Ecology*, 9, 95-99.
- Axelrod, R. (1997) *The complexity of cooperation: Agent-based models of competition and collaboration*. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Baldwin, B.G. (1997) Adaptive radiation of the Hawaiian Silversword alliance: congruence and conflict of phylogenetic evidence from molecular and non-molecular investigations. *Molecular evolution and adaptive radiation* (ed. by T. J. Givnish, K. J. Sytsma), pp. 104–128. Cambridge University Press, Cambridge.
- Baldwin, B.G., Wagner W. L. (2010) Hawaiian angiosperm radiations of North American origin. *Annals of Botany*, 105, 849–879.
- Borges, P.A.V., Brown, V.K. (1999) Effect of island geological age on the arthropod species richness of Azorean pastures. *Biological Journal of the Linnean Society*, 66, 373–410.
- Brown, J.H., Lomolino, M.V. (2000) Concluding remarks: historical perspective and the future of island biogeography theory. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 87–92.
- Bush, M.B., Whittaker, R.J. (1991) Non-equilibration in island theory of Krakatau. *Journal of Biogeography*, 18, 341–356.
- Böhle, U.R., Hilger, H.H., Martin, W.F. (1996) Island colonization and evolution of the insular woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93, 11740–11745.
- Cantley, J.T., Swenson, N.G., Markey, A., Keeley, S.C. (2014) Biogeographic insights on Pacific *Coprosma* (Rubiaceae) indicate two colonizations to the Hawaiian Islands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 174, 412–424.
- Carlquist, S.J., Baldwin, B.G., Carr, G.D. (2003) *Tarweeds and silverswords: evolution of the Madiinae (Asteraceae)*. Missouri Botanical Garden Press, St Louis.
- Carroll, S.P., Hendry, A.P., Reznick, D.N., Fox, C.W. (2007) Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology*, 21, 387–393.
- Chen, X.Y., Jing, J., Xin, T. (2011) A generalized model of island biogeography. *Science China Life Sciences*, 54, 1055-1061.
- Chiarucci, A., Bacaro, G., Arevalo, J.R., Delgado, J.D., Fernandez-Palacios, J.M. (2010) Additive partitioning as a tool for investigating the flora diversity in oceanic archipelagos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12, 83–91.
- Clague, D.A. (1996) The growth and subsidence of the Hawaiian-Emperor volcanic chain. *The origin and evolution of Pacific Island biotas, New Guinea to Eastern Polynesia: patterns and processes* (ed. by A. Keast, S.E. Miller), pp. 35–50. SPB Academic Publishing BV, Amsterdam.
- Cowie, R.H. (1995) Variation in species diversity and shell shape in Hawaiian land snails: in situ speciation and ecological relationships. *Evolution*, 49, 1191–1202.
- Diver, K.C. (2008) Not as the crow flies: assessing effective isolation for island biogeographical analysis. *Journal of Biogeography*, 35, 1040–1048.
- Emerson, B.C. (2002) Evolution on oceanic islands: molecular phylogenetic approaches to understanding pattern and process. *Molecular Ecology*, 11, 2451-2451.
- Fernandez-Palacios, J.M., Whittaker, R.J. (2008) The Canaries: an important biogeographical meeting place. *Journal of Biogeography*, 35, 379–387.
- Francisco-Ortega, J., Jansen, R.K. (1995) Chloroplast DNA evidence for intergeneric relationships of the Macaronesian endemic genus *Argyranthemum* (Asteraceae). *Systematic Botany*, 20, 413–422.
- Galapagos Conservancy. <http://www.galapagos.org> (15.jaanuar 2014).

- Gavrilets, S., Losos, J.B. (2007) Adaptive radiation: contrasting theory with data. *Science*, 323, 732-737.
- Geist, D. (1996) On the emergence and submergence of the Galápagos islands. *Noticias de Galapagos*, 56, 5-9.
- Gilpin, M.E., Diamond, J.M. (1976) Calculation of immigration and extinction curves from the species-area-distance relation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 73, 4130-4134.
- Givnish, T.J., Millam, K.C., Mast A.R., Paterson T.B., Theim T.J., Hipp A.L., Henss J.M., Smith J.F., Wood K.R., Sytsma K.J. (2009) Origin, adaptive radiation and diversification of the Hawaiian lobeliads (Asterales: Campanulaceae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 407-416.
- Gotelli, N.J., Anderson, M.J., Arita, H.T., Chao, A., Colwell, R.K., Connolly, S.R. jt (2009) Patterns and causes of species richness: a general simulation model for macroecology. *Ecology Letters*, 12, 873-886.
- Gravel, D., Massol, F., Canard, E., Mouillot, D., Mouquet, N. (2011) Trophic theory of island biogeography. *Ecology Letters*, 14, 1010-1016.
- Gray, A., Cavers, S. (2014) Island biogeography, the effects of taxonomic effort and the importance of island niche diversity to single-island endemic species. *Systematic Biology*, 63, 55-65.
- Hanski, I. (1998) Metapopulation Dynamics. *Nature*, 396, 41-49.
- Hanski, I. (2001) Spatially realistic theory of metapopulation ecology. *Naturwissenschaften* 88, 372 – 381.
- Heaney, L.R. (2000) Dynamic disequilibrium: a long-term, large-scale perspective on the equilibrium model of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 59-74.
- Heaney, L.R. (2007) Is a new paradigm emerging for oceanic island biogeography? *Journal of Biogeography*, 34, 753-757.
- Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Juan, C., Emerson, B.C., Oromí, P., Hewitt, G.M. (2000) Colonization and diversification: towards a phylogeographic synthesis for the Canary Islands. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 104-109.
- Juan, C., Ibrahim, K.M., Oromi, P., Hewitt, G.M. (1998) The phylogeography of the darkling beetle, *Hegeter politus*, in the eastern Canary Islands. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 265, 135-140.
- Juvik, S.P., Juvik, J.O. (1998) *Atlas of Hawai'i, 3rd edn*. University of Hawaii Press, Honolulu, HI.
- Keeley, S.C., Funk, V.A. (2011) Origin and evolution of Hawaiian endemics: new patterns revealed by molecular studies. *The biology of island floras* (ed. by D. Bramwell, J. Caujape-Castells), pp 57-88. Cambridge University Press, Cambridge.
- Keppel, G., Lowe, A.J., Possingham, H.P. (2009) Changing perspectives on the biogeography of the tropical South Pacific: influences of dispersal, vicariance and extinction. *Journal of Biogeography*, 36, 1035-1054.
- Kier, G., Kreft H., Leeb, T.M., Jetzb, W., Ibischc, P.L., Nowickic, C., Mutkea, J., Barthlott, W. (2009) A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 9322-9327.
- Kim, S.C., Crawford, D.J., Francisco-Ortega, J., Santos-Guerra, A. (1996) A common origin for woody Sonchus and five related genera in the Macaronesian islands: molecular evidence for extensive radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93, 7743-7748.

- Kreft, H., Jetz, W., Mutke, J., Kier, G., Barthlott, W. (2008) Global diversity of island floras from a macroecological perspective. *Ecology Letters*, 11, 116–127.
- Lindqvist, A., Albert, V.A. (2002) Origin of the Hawaiian endemic mints within North American *Stachys* (Lamiaceae). *American Journal of Botany*, 89, 1709–1724.
- Lomolino, M.V. (2000a) A call for a new paradigm of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 1–6.
- Lomolino, M.V. (2000b) Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship. *Journal of Biogeography*, 27, 17–26.
- Lomolino, M.V. (2000c) Species-based theory of insular zoogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 39–58.
- Lomolino, M.V., Riddle, B.R., Brown, J.H. (2006) *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc, Massachusetts.
- Lomolino, M.V., Weiser, M.D. (2001) Towards a more general species-area relationship: diversity on all islands, great and small. *Journal of Biogeography*, 28, 431–445.
- Losos, J.B., Ricklefs, R.E. (eds) (2009) *The Theory of Island Biogeography Revisited*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Losos, J.B., Schluter, D. (2000) Analysis of an evolutionary species-area relationship. *Nature*, 408, 847–850.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Parker, D. C., Manson, S. M., Janssen, M. A., Hoffmann, M. J., Deadman, P. (2003) Multi-agent systems for the simulation of land-use and land-cover change: A review. *Annals of the Association of American Geographers*, 93, 314–337.
- Peck, S.B., Wigfull, P., Nishida, G. (1999) Physical correlates of insular species diversity: the insects of the Hawaiian Islands. *Annals of the Entomological Society of America*, 92, 529–536.
- Percy, D.M., Garver, A.M., Wagner, W.L., James, H.F., Cunningham, C.W., Miller, S.E., Fleischer, R.C. (2008) Progressive island colonization and ancient origin of Hawaiian *Metrosideros* (Myrtaceae). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 275, 1479–1490.
- Poulakakis, N., Russello, M., Geist, D., Caccone, A. (2012) Unravelling the peculiarities of island life: vicariance, dispersal and the diversification of the extinct and extant giant Galapagos tortoises. *Molecular Ecology*, 21, 160–173.
- Preston, F.W. (1962) The canonical distribution of commonness and rarity: part I. *Ecology*, 43, 185–215.
- Price, J.P. (2004) Floristic biogeography of the Hawaiian Islands: influences of area, environment and paleogeography. *Journal of Biogeography*, 31, 487–500.
- Price, J.P., Elliott-Fisk, D. (2004) Topographic history of the Maui Nui complex, Hawai'i, and its implications for biogeography. *Pacific Science*, 58, 27–45.
- Ricklefs, R.E., Lovette, I.J. (1999) The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology*, 68, 1142–1160.
- Rojas, I., Becerra, P., Galvez, N., Laker, J., Bonacic, C., Hester, A.J. (2011) Relationship between fragmentation, degradation and native and exotic species richness in an Andean temperate forest of Chile. *Gayana Botanica*, 68, 163–175. http://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0717-66432011000200006&lng=en (10. mai 2014).
- Roos, M.C., Keßler, P.J.A., Gradstein, S.R., Baas, P. (2004) Species diversity and endemism of five major Malesian islands: diversity–area relationships. *Journal of Biogeography*, 31, 1893–1908.

- Rosenzweig, M.L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rosindell, J., Harmon, L.J. (2013) A unified model of species immigration, extinction and abundance on islands. *Journal of Biogeography*, 40, 1107–1118.
- Rosindell, J., Phillimore, (2011) A unified model of island biogeography sheds light on the zone of radiation. *Ecology Letters*, 14, 552–560.
- Sanmartin, I., Vad Der Mark, P., Ronquist, F. (2008) Inferring dispersal: a Bayesian approach to phylogeny-based island biogeography, with special reference to the Canary Islands. *Journal of Biogeography*, 35, 428–449.
- Schoener, T. W. (1976) The species-area relationship within archipelagoes: models and evidence from island birds. *Proceedings of XVI International Ornithological Congress*, 6, 629–642.
- Zobel, M., Rüdiger, O., Laanisto, L., Naranjo-Cigala, A., Pärtel, M., Fernandez-Palacios, J. (2011) The formation of species pools: historical habitat abundance affects current local diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 251–259.
- Tjorve, E. (2003) Shapes and functions of species–area curves: a review of possible models. *Journal of Biogeography*, 30, 827–835.
- Triantis, K.A., Nogues-Bravo, B., Hortal, J., Borges, P.A.V., Adersen, H., Fernandez-Palacios, J.M., Araujo, M.B., Whittaker, R.J. (2008) Measurements of area and the (island) species-area relationship: new directions for an old pattern. *Oikos*, 117, 1555–1559.
- Tye, A., Francisco-Ortega, J. (2011) Origins and evolution of Galapagos endemic vascular plants. *The biology of island floras* (ed. by D. Bramwell, J. Caujape-Castells), pp 89–153. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wagner, W. L., Herbst, D.R., Sohmer, S.H. (1990) *Manual of the flowering plants of Hawaii*. University of Hawaii Press, Honolulu, HI.
- Wagner, W.L., Funk, V.A. (1995) *Hawaiian biogeography: evolution on a hot spot archipelago*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Van der Werff, H. (1983) Species number, area and habitat diversity in the Galapagos Islands. *Vegetatio*, 54, 167–175.
- Vargas, P., Heleno, R., Traveset, A., Nogales, M. (2012) Colonization of the Galapagos Islands by plants with no specific syndromes for long-distance dispersal: a new perspective. *Ecography*, 35, 33–43.
- Weigelt, P., Kreft, H. (2012) Quantifying island isolation – insights from global patterns of insular plant species richness. *Ecography*, 36, 417–429.
- Werner, R., Hoernle, K., Bogaard, P. van den, Ranero, C., Huene, R. von, Korich, D. (1999) Drowned 14-m.y.-old Galápagos archipelago off the coast of Costa Rica: Implications for tectonic and evolutionary models. *Geology*, 27, 499–502.
- Whittaker, R.J., Fernandez-Palacios, J.M. (2007) *Island biogeography: ecology, evolution and conservation*. Oxford University Press Inc, New York.
- Whittaker, R.J., Triantis, K.A., Ladle, R.J. (2008) A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography*, 35, 977–994.
- Willerslev, E., Hansen, A.J., Nielsen, K.K., Adersen, H. (2002) Number of endemic and native plant species in the Galapagos Archipelago in relation to geographical parameters. *Ecography*, 25, 109–119.
- Wilson, J.T. (1963) Possible origin of the Hawaiian Islands. *Canadian Journal of Physics*, 41, 863–870.
- Xiao, S., Zobel, M., Szava-Kovats, R., Pärtel, M. (2010) The effects of species pool, dispersal and competition on the diversity–productivity relationship. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 343–351.

LISA 1. SIMULATSIOONIDE LÄHTEKOOD

```
# Loob algse andmebaasi x ja y dimensioonidega ja laeb need süsteemi
mõõdud
# loob algse liigifondi
algus = function (x=100,y=100,liike=1)
{
  assign("x",x, envir=.GlobalEnv)
  assign("y",y, envir=.GlobalEnv)
  assign("alg.liike",liike, envir=.GlobalEnv)
  maa=data.frame(x=rep(1:x,y),y=rep(1:y,each=x),
  keskk=rep(0,x*y),ruut=rep(0,x*y),liik=rep(0,x*y),
  kohastumus=rep(0,x*y))
  assign("maa",maa, envir=.GlobalEnv)
  liik=data.frame(stringsAsFactors=F,
  genoom=character(),fenotyyp=character(),
  arv=numeric(),vanem=numeric(),
  synd.aeg=numeric(),synd.x=numeric(),synd.y=numeric(),
  surm.aeg=numeric(),surm.x=numeric(),surm.y=numeric())
  assign("liik",liik, envir=.GlobalEnv)
  rikkus=data.frame(aeg=numeric(),tot=numeric())
  assign("rikkus",rikkus, envir=.GlobalEnv)
  r=0 ## ajayhik
  assign("r",r,envir=.GlobalEnv)
  for (i in 1:liike) {
    liik[i,1]=paste(sample(LETTERS,12, replace=TRUE),collapse="")
    p=nchar(liik[i,1])

    liik$fenotyyp[i]=rgb(sample(p,1),sample(p,1),sample(p,1),maxColorValue=p)
  }
  assign("liik",liik, envir=.GlobalEnv)
}

# Funktsioon tekitamaks maapinda vastava keskkonnaga, x1 ja y1 vasak
alumine
# nurk, x2 ja y2 parem ylemine
saar = function(x1,y1,x2,y2, keskkond=1) {
  stopifnot(keskkond<26)
  maa$keskk[maa$x>=x1 & maa$y>=y1 & maa$x<=x2 &
  maa$y<=y2]=rep(keskkond,(x2-x1+1)*(y2-y1+1))
  maa$liik[maa$keskk==0]=0
  assign("maa",maa, envir=.GlobalEnv)
  keskk=unique(maa$keskk)
  assign("keskk",keskk, envir=.GlobalEnv)
}

# Funktsioon uurimisalade paigutamiseks
uuri = function(x1,y1,x2,y2) {
  uuri.id=max(maa$ruut)+1
  maa$ruut[maa$x>=x1 & maa$y>=y1 & maa$x<=x2 & maa$y<=y2]=uuri.id
  rikkus=data.frame(rikkus,numeric(nrow(rikkus)),numeric(nrow(rikkus)))
  names(rikkus)[ncol(rikkus)-1]=paste("R",uuri.id,sep="")
  names(rikkus)[ncol(rikkus)]=paste("E",uuri.id,sep="")
  assign("maa",maa, envir=.GlobalEnv)
  assign("rikkus",rikkus, envir=.GlobalEnv)
}

# Funktsioon maailma joonistamiseks
### Saarte joonistamine
plot.maa=function(...) {
  plot(c(0,x),c(0,y),type="n",xlab="",ylab="")
  k=0.5 # kui palju maa teha suurem, et punktid võrdselt ja paistaksid
  ruudud = sort(unique(maa$keskk))
```

```

ruudud = ruudud[ruudud>0]
varv = colorRampPalette(c("darkgreen","sandybrown"), space =
"rgb")(length(ruudud))
maal=subset(maa,keskk>0)
for (i in 1:nrow(maal)){
rect(maal$x[i]-k,maal$y[i]-
k,maal$x[i]+k,maal$y[i]+k,col=varv[which(maal$keskk[i]==ruudud)],border=NA)
}
### Uurimisalade joonistamine
ruudud = unique(maa$ruut)
ruudud = ruudud[ruudud>0]
maal=subset(maa,ruut>0)
x1=as.numeric(tapply(maal$x,maal$ruut,min))
x2=as.numeric(tapply(maal$x,maal$ruut,max))
y1=as.numeric(tapply(maal$y,maal$ruut,min))
y2=as.numeric(tapply(maal$y,maal$ruut,max))
varv=rainbow(length(ruudud))
for (i in 1:length(x1)){
rect(x1[i]-k,y1[i]-k,x2[i]+k,y2[i]+k,col=NA,border=varv[i],lwd=2)
}
### Liikide joonistamine
maal=subset(maa,liik>0)
points(maal$x,maal$y,pch=16,cex=0.5,col=liik$fenotyypp[maal$liik])
title(r)
}
# Liikide paigutamise maailma
elu = function (x1=1,y1=1,x2=x,y2=y,liike=nrow(liik)) {
if (liike>nrow(liik)) liike=nrow(liik)
if (x1<1) x1=1
if (x2>x) x2=x
if (y1<1) y1=1
if (y2>y) y2=y
pind=(x2-x1+1)*(y2-y1+1)
k=sample(liike,pind,replace=TRUE)
maa$liik[maa$x>=x1 & maa$y>=y1 & maa$x<=x2 & maa$y<=y2]=k
maa$liik[maa$keskk==0]=0
assign("maa",maa, envir=.GlobalEnv)
}
# Funktsioon hairing -- toenaosus, et isendit kaob
hairing = function(kadu=0.1,x1=1,y1=1,x2=x,y2=y) {
stopifnot(kadu<1)
if (x1<1) x1=1
if (x2>x) x2=x
if (y1<1) y1=1
if (y2>y) y2=y
k=which(maa$x>=x1 & maa$y>=y1 & maa$x<=x2 & maa$y<=y2 & maa$liik>0)
mitu=round(length(k)*kadu)
k=sample(k)
maa$liik[k[1:mitu]]=0
assign("maa",maa, envir=.GlobalEnv)
}
# Evolutsioneerumine, toenaosus, et tekib uus liik
evol = function(mut=0.01,x1=1,y1=1,x2=x,y2=y) {
if (exists("r")==FALSE) r=NA
stopifnot(mut<1)
if (x1<1) x1=1
if (x2>x) x2=x
if (y1<1) y1=1
if (y2>y) y2=y
k=which(maa$x>=x1 & maa$y>=y1 & maa$x<=x2 & maa$y<=y2 & maa$liik>0)
m=runif(length(k), 0, 1)<mut # populatsioonid, kus on mutatsioon

```

```

k=k[m==TRUE]
for (i in k) {
  liiknr=nrow(liik)+1
  liik[liiknr,4]=maa$liik[i]
  liik$synd.aeg[liiknr]=r
  liik$synd.x[liiknr]=maa$x[i]
  liik$synd.y[liiknr]=maa$y[i]
  liik$genoom[liiknr]=liik$genoom[liik$vanem[liiknr]]
  maa$liik[i]=liiknr
  koht=sample(1:nchar(liik$genoom[liiknr]),1)
  nukleotiid=substr(liik$genoom[liiknr],koht,koht)
  substr(liik$genoom[liiknr],koht,koht)=sample(setdiff(LETTERS,nukleotiid),1)
  liik$fenotyp[liiknr]=rgb(sample(1:100,1),sample(1:100,1),sample(1:100,1),maxColorValue=100)
}
assign("maa",maa, enviro=.GlobalEnv)
assign("liik",liik, enviro=.GlobalEnv)
}
# Levimine, toenaous, et liik levib, kas konkureerib
levi=function(levimine=0.7,x1=1,y1=1,x2=x,y2=y,konkurents=TRUE) {
  if (x1<1) x1=1
  if (x2>x) x2=x
  if (y1<1) y1=1
  if (y2>y) y2=y
  k=which(maa$x>=x1 & maa$y>=y1 & maa$x<=x2 & maa$y<=y2 & maa$liik>0)
  mitu=round(length(k)*levimine)
  if (length(k)>1) k=sample(k,mitu)
  for (i in k) {
    liik_id=maa$liik[i]
    const=1
    if (konkurents==TRUE) {
      const=length(grep("Z",unlist(strsplit(liik$genoom[liik_id],"")))/nchar(liik$genoom[liik_id])*2
      # levimise konstant, soltuvalt kui palju Z-d on genoomis max=2,
    }
    kaugus=rnbinom(1, const+0.0001, 0.1)+1
    #hist(rnbinom(1000, const+0.0001, 0.1)+1)
    angle.inc = 2 * pi/100
    suund = sample(seq(0, 2 * pi - angle.inc, by = angle.inc),1)
    x.uus = round(sin(suund) * kaugus + maa$x[i])
    y.uus = round(cos(suund) * kaugus + maa$y[i])
    if (x.uus > 0 & x.uus <= x & y.uus > 0 & y.uus <= y ) { # ruudus sees
      id.uus=which(maa$x==x.uus & maa$y==y.uus)
      if (maa$keskk[id.uus] > 0) { # maa
        if (maa$liik[id.uus]==0)
        { # tyhi koht, vota ara
          maa$liik[id.uus]=liik_id
        }
        if (maa$liik[id.uus]>0 & konkurents==TRUE)
        { # keegi ees, konkureerima, eeldame, et on levimise-konkureerimise
loivsuhe
          #koha_id=which(maa$keskk[id.uus]==keskk)
          sobilik=LETTERS[maa$keskk[id.uus]]
          uus=length(grep(sobilik,unlist(strsplit(liik$genoom[liik_id],""))))
          vana=length(grep(sobilik,unlist(strsplit(liik$genoom[maa$liik[id.uus]],""))))
          #if (uus == vana) uus=uus+ sample(c(-1,1),1) #kui on vordsed,
          siis on juhuse asi, kumb voidab
          if (uus > vana)
          {
            maa$liik[id.uus]=liik_id
          }
        }
      }
    }
  }
}

```

```

    }
  }
  }) # valjas sees ja maismaa kontroll
} # jargmine levima
assign("maa",maa, envir=.GlobalEnv)
}
# Migratsioon valjastpoolt meie maailma, migreeruvad vaid algse
# liigifondi liigid, kas konkureerivad?
migratsioon=function(migr=0.01,x1=1,y1=1,x2=x,y2=y,konkurents=TRUE) {
  if (x1<1) x1=1
  if (x2>x) x2=x
  if (y1<1) y1=1
  if (y2>y) y2=y
  k=which(maa$x>=x1 & maa$y>=y1 & maa$x<=x2 & maa$y<=y2)
  mitu=round(length(k)*migr)
  if (length(k)>1) k=sample(k,mitu)
  for (i in k) {
    liik_id=sample(alg.liike,1)
    x.uus = maa$x[i]
    y.uus = maa$y[i]
    if (x.uus > 0 & x.uus <= x & y.uus > 0 & y.uus <= y ) { # ruudus sees
      id.uus=which(maa$x==x.uus & maa$y==y.uus)
      if (maa$keskk[id.uus] > 0) { # maa
        if (maa$liik[id.uus]==0)
        { # tyhi koht, vota ara
          maa$liik[id.uus]=liik_id
        }
        if (maa$liik[id.uus]>0 & konkurents==TRUE)
        { # keegi ees, konkureerima, eeldame, et on levimise-konkureerimise
loivsuhe
          sobilik=LETTERS[maa$keskk[id.uus]]
uus=length(grep(sobilik,unlist(strsplit(liik$genoom[liik_id],"")))
vana=length(grep(sobilik,unlist(strsplit(liik$genoom[maa$liik[id.uus]],"")))
))
          #if (uus == vana) uus=uus+ sample(c(-1,1),1) #kui on vordsed,
siis on juhuse asi, kumb voidab
          if (uus > vana)
          {
            maa$liik[id.uus]=liik_id
          }
        }
      }
    }
  }) # valjas sees ja maismaa kontroll
} # jargmine levima
assign("maa",maa, envir=.GlobalEnv)
}
# Elurikkuse andmete salvestamine, yldine liikide arv, iga uurimisala
# liigirikkus ja neoendeemide hulk (seal tekkinud ja hetkel ainult seal)

elurikkus=function() {
  id=nrow(rikkus)+1
  rikkus[id,1]=r
  rikkus$tot[id]=sum(union(maa$liik,maa$liik)>0)
  ruudud=union(maa$ruut,maa$ruut)
  ruudud=ruudud[ruudud>0]
  for (i in ruudud) {
    rikkus[id,paste("R",i,sep="")] =sum(union(maa$liik[maa$ruut==i],maa$liik[maa
$ruut==i])>0)
    ruudus.sees=union(maa$liik[maa$ruut==i],maa$liik[maa$ruut==i])
    ruudus.sees=ruudus.sees[ruudus.sees>0]
  }
}

```

```

    ruudus.evol=ruudus.sees[is.element(liik$synd.x[ruudus.sees],
maa$x[maa$ruut==i]) & is.element(liik$synd.y[ruudus.sees],
maa$y[maa$ruut==i])]
    ruudus.valjas=union(maa$liik[maa$ruut!=i],maa$liik[maa$ruut!=i])
    rikkus[id,paste("E",i,sep="")] =sum(setdiff(ruudus.evol,ruudus.valjas)>0)
  }
  assign("rikkus",rikkus, envir=.GlobalEnv)
}
# Jookseb nii palju tsykleid kui ette antud koos koigi parameetritega
jookse = function(aeg=100, migr=0.01, hairing=0.1,levi=0.7,evol=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE) {
  for (r in 1:aeg) {
    if (migr > 0) migratsioon(migr)
    if (hairing > 0) hairing(hairing)
    if (levi > 0) levi(levi, konkurents=konkurents)
    if (evol > 0) evol(evol)
    if (elurikkus==T) elurikkus()
    if (joonis==T) plot.maa()
    print(r)
    assign("r",r,envir=.GlobalEnv)
  }
}

```


LISA 2. TÖÖ ESIMESE OSA SIMULATSIOONIDE KOODID

1. simulatsioon: saare suurus

```
###SUURUS
# Kustutame malu tyhaks
rm(list = ls())
# Loeme funktsioonid mallu
source("madli_simul.R")
# Looime maailma, 10 liiki algsese liigifondi
algus(x=200, y=50, liike=10)

# Uurimisalad
uuri(15,10,20,15)
uuri(160,10,170,20)
uuri(125,10,140,25)
uuri(40,10,60,30)
uuri(80,10,105,35)

# Saared merre
saar(15,10,20,15,1)
saar(160,10,170,20,1)
saar(125,10,140,25,1)
saar(40,10,60,30,1)
saar(80,10,105,35,1)
jookse(aeg=500, hairing=0.1,levi=0.4,evol=0.01, migr=0.01, konkurents=TRUE,
elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

plot.maa()
write.table(rikkus, file="tulemus1_suurus.txt")
```

2.simulatsioon: saare vanus

```
###VANUS
# Kustutame malu tyhaks
rm(list = ls())
# Loeme funktsioonid mallu
source("madli_simul.R")
# Looime maailma, 10 liiki algsese liigifondi
algus(x=200, y=50, liike=10)

# Uurimisalad
uuri(5,10,20,25)
uuri(40,10,55,25)
uuri(75,10,90,25)
uuri(110,10,125,25)
uuri(145,10,160,25)

# Saared merre
saar(5,10,20,25,1)
jookse(aeg=100, hairing=0.1,levi=0.4,evol=0.01, migr=0.01, konkurents=TRUE,
elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
saar(40,10,55,25,1)
jookse(aeg=100, hairing=0.1,levi=0.4,evol=0.01, migr=0.01, konkurents=TRUE,
elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
saar(75,10,90,25,1)
jookse(aeg=100, hairing=0.1,levi=0.4,evol=0.01, migr=0.01, konkurents=TRUE,
elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

saar(110,10,125,25,1)
```

```
jookse(aeg=100, hairing=0.1,levi=0.4,evol=0.01, migr=0.01, konkurents=TRUE,
elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
saar(145,10,160,25,1)
jookse(aeg=100, hairing=0.1,levi=0.4,evol=0.01, migr=0.01, konkurents=TRUE,
elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

plot.maa()
write.table(rikkus, file="tulemus1_vanus.txt")
```

3. simulatsioon: elupaikade mitmekesisus

```
###ELUPAIGAD
# Kustutame malu tyhaks
rm(list = ls())
# Loeme funktsioonid mallu
source("madli_simul.R")
# Loome maailma, 10 liiki algsese liigifondi
algus(x=165, y=50, liike=10)

# Uurimisalad
uuri(5,10,20,25)
uuri(40,10,55,25)
uuri(75,10,90,25)
uuri(110,10,125,25)
uuri(145,10,160,25)

# Saared merre, erinev arv elupaiku
#1
saar(5,10,20,25,1)
#2
saar(40,10,47,25,1)
saar(47,10,55,25,2)
#3
saar(75,10,80,25,1)
saar(80,10,85,25,2)
saar(85,10,90,25,3)
#4
saar(110,10,113,25,1)
saar(113,10,117,25,2)
saar(117,10,121,25,3)
saar(121,10,125,25,4)
#5
saar(145,10,148,25,1)
saar(148,10,151,25,2)
saar(151,10,154,25,3)
saar(154,10,157,25,4)
saar(157,10,160,25,5)

# Laseme joosta 500 ajayhikut
jookse(aeg=500, hairing=0.1,levi=0.4,evol=0.01, migr=0.01, konkurents=TRUE,
elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

plot.maa()
write.table(rikkus, file="tulemus1_elupaigad.txt")
```

4. simulatsioon: saarelisus

```
###ÜKS SUUR SAAR
# Kustutame malu tyhaks
rm(list = ls())
# Loeme funktsioonid mallu
```

```
source("madli_simul.R")
# Loome maailma, 10 liiki algsese liigifondi
algus(x=50, y=80, liike=10)

# Uurimisalad
uuri(10,10,35,65)
# Saar merre pindalaga 1375 (kõigi saarte pindala kokku), so 25x55
saar(10,10,35,65,1)

jookse(aeg=500, hairing=0.1,levi=0.4,evol=0.01, migr=0.01, konkurents=TRUE,
elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

plot.maa()
write.table(rikkus, file="tulemus1_ükssuursaar.txt")
```

LISA 3. TÖÖ TEISE OSA SIMULATSIOONIDE KOODID

Hawaii vanuseta, elupaikade mitmekesisuseta

```
###Hawaii
# Kustutame malu tyhaks
rm(list = ls())
# Loeme funktsioonid mallu
source("madli_simul.R")
# Loome maailma, 100 liiki algsese liigifondi
algus(x=320, y=250, liike=100)

# Uurimisalad
uuri(246,10,312,76)
uuri(218,116,246,144)
uuri(191,158,226,166)
uuri(136,166,162,191)
uuri(33,200,58,224)
uuri(10,181,14,200)
uuri(195,134,207,147)
uuri(203,107,210,114)

# Saared merre
#Big Island
saar(246,10,312,76,1)
#Maui
saar(218,116,246,144,1)
#Lanai
saar(195,134,207,147,1)
#Kahoolawe
saar(203,107,210,114,1)
#Molokai
saar(191,158,226,166,1)
#Oahu
saar(136,166,162,191,1)
#Kauai
saar(33,200,58,224,1)
#Nihau
saar(10,181,14,200,1)
jookse(aeg=520, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

plot.maa()
write.table(rikkus, file="TULEMUS1_Hawaii_vanuseta.txt")
```

Hawaii vanusega, elupaikade mitmekesisuseta

```
###Hawaii vanus
# Kustutame malu tyhaks
rm(list = ls())
# Loeme funktsioonid mallu
source("madli_simul.R")
# Loome maailma, 100 liiki algsese liigifondi
algus(x=320, y=250, liike=100)

# Uurimisalad
uuri(246,10,312,76)
uuri(218,116,246,144)
uuri(191,158,226,166)
uuri(136,166,162,191)
```

```

uuri(33,200,58,224)
uuri(10,181,14,200)
uuri(195,134,207,147)
uuri(203,107,210,114)

# Saared merre
#Nihau
saar(10,181,14,200,1)
jookse(aeg=50, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Kauai
saar(33,200,58,224,1)
jookse(aeg=170, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Oahu
saar(136,166,162,191,1)
jookse(aeg=100, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

#Molokai
saar(191,158,226,166,1)
#Lanai
saar(195,134,207,147,1)
#Maui
saar(218,116,246,144,1)
#Kahoolawe
saar(203,107,210,114,1)
jookse(aeg=140, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Big Island
saar(246,10,312,76,1)
jookse(aeg=60, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

plot.maa()
write.table(rikkus, file="TULEMUS1_Hawaii_vanusega.txt")

```

Hawaii vanuseta, elupaikade mitmekesisusega

```

####Hawaii elupaigad
# Kustutame malu tyhaks
rm(list = ls())
# Loeme funktsioonid mallu
source("madli_simul.R")
# Looime maailma, 100 liiki algsese liigifondi
algus(x=320, y=250, liike=100)

# Uurimisalad
uuri(246,10,312,76)
uuri(218,116,246,144)
uuri(191,158,226,166)
uuri(136,166,162,191)
uuri(33,200,58,224)
uuri(10,181,14,200)
uuri(195,134,207,147)
uuri(203,107,210,114)

# Saared merre
#Big Island
saar(263,26,295,60,2)
saar(246,10,312,26,1)

```

```

saar(246,60,312,76,1)
saar(246,26,263,60,1)
saar(295,26,312,60,1)
#Maui
saar(225,123,239,137,2)
saar(218,116,246,123,1)
saar(218,137,246,144,1)
saar(218,123,225,137,1)
saar(239,123,246,137,1)
#Lanai
saar(195,134,207,147,1)
#Kahoolawe
saar(203,107,210,114,1)
#Molokai
saar(191,158,209,166,1)
saar(209,158,226,166,2)
#Oahu
saar(136,166,162,191,1)
#Kauai
saar(39,206,52,218,2)
saar(33,200,58,206,1)
saar(33,218,58,224,1)
saar(33,206,39,218,1)
saar(52,206,58,218,1)
#Nihau
saar(10,181,14,200,1)
jookse(aeg=520, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

plot.maa()
write.table(rikkus, file="TULEMUS1_Hawaii_kõrgusega.txt")

```

Hawaii vanusega, elupaikade mitmekesisusega

```

###Hawaii elupaigad, vanus
# Kustutame malu tyhaks
rm(list = ls())
# Loeme funktsioonid mallu
source("madli_simul.R")
# Loome maailma, 100 liiki algsese liigifondi
algus(x=320, y=250, liike=100)

# Uurimisalad
#Big Island
uuri(246,10,312,76)
#Maui
uuri(218,116,246,144)
#Molokai
uuri(191,158,226,166)
#Oahu
uuri(136,166,162,191)
#Kauai
uuri(33,200,58,224)
#Nihau
uuri(10,181,14,200)
#Lanai
uuri(195,134,207,147)
#Kahoolawe
uuri(203,107,210,114)

# Saared merre

```

```

#Nihau
saar(10,181,14,200,1)
jookse(aeg=50, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Kauai
saar(39,206,52,218,2)
saar(33,200,58,206,1)
saar(33,218,58,224,1)
saar(33,206,39,218,1)
saar(52,206,58,218,1)
jookse(aeg=170, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
plot.maa()
#Oahu
saar(136,166,162,191,1)
jookse(aeg=100, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Molokai
saar(191,158,209,166,1)
saar(209,158,226,166,2)
#Lanai
saar(195,134,207,147,1)
#Maui
saar(225,123,239,137,2)
saar(218,116,246,123,1)
saar(218,137,246,144,1)
saar(218,123,225,137,1)
saar(239,123,246,137,1)
#Kahoolawe
saar(203,107,210,114,1)
jookse(aeg=140, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Big Island
saar(263,26,295,60,2)
saar(246,10,312,26,1)
saar(246,60,312,76,1)
saar(246,26,263,60,1)
saar(295,26,312,60,1)
jookse(aeg=60, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

plot.maa()
write.table(rikkus, file="TULEMUS1_Hawai_kõrgusvanus.txt")

```

Galapagos vanuseta, elupaikade mitmekesisuseta

```

##Galapagos
# Kustutame malu tyhaks
rm(list = ls())
# Loeme funktsioonid mallu
source("madli_simul.R")
# Loome maailma, 10 liiki algsese liigifondi
algus(x=200, y=250, liike=100)
# Uurimisalad
#Fernandia
uuri(8,156,25,172)
#Isabela
uuri(28,123,58,188)
#Santiago
uuri(72,146,87,162)
#Santa Cruz

```

```

uuri(85,113,105,133)
#San Cristobal
uuri(132,80,158,89)
#Pinzon
uuri(72,130,75,133)
#Floreana
uuri(67,74,76,82)
#Santa Fe
uuri(105,104,108,107)
#Espanola
uuri(110,54,118,57)
#Pinta
uuri(89,211,92,219)
#Marchena
uuri(107,197,114,204)
#Genovesa
uuri(141,184,143,186)

# Saared merre
#Fernandia
saar(8,156,25,172,1)
#Isabela
saar(28,123,58,188,1)
#Santiago
saar(72,146,87,162,1)
#Santa Cruz
saar(85,113,105,133,1)
#San Cristobal
saar(132,80,158,89,1)
#Pinzon
saar(72,130,75,133,1)
#Floreana
saar(67,74,76,82,1)
#Santa Fe
saar(105,104,108,107,1)
#Espanola
saar(110,54,118,57,1)
#Pinta
saar(89,211,92,219,1)
#Marchena
saar(107,197,114,204,1)
#Genovesa
saar(141,184,143,186,1)
jookse(aeg=320, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

plot.maa()
write.table(rikkus, file="TULEMUS1_Galap_vanuset.txt")

```

Galapagos vanusega, elupaikade mitmekesisuseta

```

###Galapagos vanus
# Kustutame malu tyhaks
rm(list = ls())
# Loeme funktsioonid mallu
source("madli_simul.R")
# Loome maailma, 100 liiki algsese liigifondi
algus(x=250, y=250, liike=100)

# Uurimisalad
#Fernandina

```



```

uuri(8,156,25,172)
#Isabela
uuri(28,123,58,188)
#Santiago
uuri(72,146,87,162)
#Santa Cruz
uuri(85,113,105,133)
#San Cristobal
uuri(132,80,158,89)
#Pinzon
uuri(72,130,75,133)
#Floreana
uuri(67,74,76,82)
#Santa Fe
uuri(105,104,108,107)
#Espanola
uuri(110,54,118,57)
#Pinta
uuri(89,211,92,219)
#Marchena
uuri(107,197,114,204)
#Genovesa
uuri(141,184,143,186)

# Saared merre
#Espanola
saar(110,54,118,57,1)
#San Cristobal
saar(132,80,158,89,1)
jookse(aeg=30, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Santa Fe
saar(105,104,108,107,1)
jookse(aeg=90, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Pinzon
saar(72,130,75,133,1)
#Floreana
saar(67,74,76,82,1)
jookse(aeg=30, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Santa Cruz
saar(85,113,105,133,1)
plot.maa()
jookse(aeg=70, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Santiago
saar(72,146,87,162,1)
plot.maa()
jookse(aeg=35, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Isabela
saar(28,123,58,188,1)
#Pinta
saar(89,211,92,219,1)
#Marchena
saar(107,197,114,204,1)
jookse(aeg=35, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
plot.maa()
#Genovesa

```

```

saar(141,184,143,186,1)
plot.maa()
jookse(aeg=25, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Fernandina
saar(8,156,25,172,1)
jookse(aeg=5, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01, konkurents=TRUE,
elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

plot.maa()
write.table(rikkus, file="TULEMUS1_Galap_vanusega.txt")

```

Galapagos vanuseta, elupaikade mitmekesisusega

```

###Galapagos elupaigad
# Kustutame malu tyhaks
rm(list = ls())
# Loeme funktsioonid mallu
source("madli_simul.R")
# Loome maailma, 10 liiki algsese liigifondi
algus(x=200, y=250, liike=100)

# Uurimisalad
#Fernandia
uuri(8,156,25,172)
#Isabela
uuri(28,123,58,188)
#Santiago
uuri(72,146,87,162)
#Santa Cruz
uuri(85,113,105,133)
#San Cristobal
uuri(132,80,158,89)
#Pinzon
uuri(72,130,75,133)
#Floreana
uuri(67,74,76,82)
#Santa Fe
uuri(105,104,108,107)
#Espanola
uuri(110,54,118,57)
#Pinta
uuri(89,211,92,219)
#Marchena
uuri(107,197,114,204)
#Genovesa
uuri(141,184,143,186)

# Saared merre
#Fernandia
saar(12,160,21,168,2)
saar(8,156,25,160,1)
saar(8,168,25,172,1)
saar(8,160,12,168,1)
saar(21,160,25,168,1)
#Isabela
saar(36,139,50,172,2)
saar(28,123,58,139,1)
saar(28,172,58,188,1)
saar(28,139,36,172,1)
saar(50,139,58,172,1)

```

```

#Santiago
saar(72,146,87,162,1)
#Santa Cruz
saar(85,113,105,133,1)
#San Cristobal
saar(132,80,158,89,1)
#Pinzon
saar(72,130,75,133,1)
#Floreana
saar(67,74,76,82,1)
#Santa Fe
saar(105,104,108,107,1)
#Espanola
saar(110,54,118,57,1)
#Pinta
saar(89,211,92,219,1)
#Marchena
saar(107,197,114,204,1)
#Genovesa
saar(141,184,143,186,1)
jookse(aeg=320, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

```

```

plot.maa()
write.table(rikkus, file="TULEMUS1_Galap_kõrgustega.txt")

```

Galapagos vanusega, elupaikade mitmekesisusega

```

###Galapagos vanus, elupaigad
# Kustutame malu tyhaks
rm(list = ls())
# Loeme funktsioonid mallu
source("madli_simul.R")
# Loome maailma, 100 liiki algsese liigifondi
algus(x=250, y=250, liike=100)

```

```

# Uurimisalad
#Fernandina
uuri(8,156,25,172)
#Isabela
uuri(28,123,58,188)
#Santiago
uuri(72,146,87,162)
#Santa Cruz
uuri(85,113,105,133)
#San Cristobal
uuri(132,80,158,89)
#Pinzon
uuri(72,130,75,133)
#Floreana
uuri(67,74,76,82)
#Santa Fe
uuri(105,104,108,107)
#Espanola
uuri(110,54,118,57)
#Pinta
uuri(89,211,92,219)
#Marchena
uuri(107,197,114,204)
#Genovesa
uuri(141,184,143,186)

```

```

# Saared merre
#Espanola
saar(110,54,118,57,1)
#San Cristobal
saar(132,80,158,89,1)
jookse(aeg=30, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Santa Fe
saar(105,104,108,107,1)
plot.maa()
jookse(aeg=90, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Pinzon
saar(72,130,75,133,1)
#Floreana
saar(67,74,76,82,1)
plot.maa()
jookse(aeg=30, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Santa Cruz
saar(85,113,105,133,1)
plot.maa()
jookse(aeg=70, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Santiago
saar(72,146,87,162,1)
jookse(aeg=35, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Isabela
saar(36,139,50,172,2)
saar(28,123,58,139,1)
saar(28,172,58,188,1)
saar(28,139,36,172,1)
saar(50,139,58,172,1)
#Pinta
saar(89,211,92,219,1)
#Marchena
saar(107,197,114,204,1)
jookse(aeg=35, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Genovesa
saar(141,184,143,186,1)
jookse(aeg=25, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Fernandina
saar(12,160,21,168,2)
saar(8,156,25,160,1)
saar(8,168,25,172,1)
saar(8,160,12,168,1)
saar(21,160,25,168,1)
jookse(aeg=5, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01, konkurents=TRUE,
elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

plot.maa()
write.table(rikkus, file="TULEMUS1_Galap_kõrgusvanus.txt")

```

Kanaarid vanuseta, elupaikade mitmekesisuseta

```

###Kanaarid
# Kustutame malu tyhaks
rm(list = ls())

```

```

# Loome funktsioonid mallu
source("madli_simul.R")
# Loome maailma, 100 liiki algsese liigifondi
algus(x=300, y=150, liike=100)

# Uurimisalad
#Tenerife
uuri(89,38,118,67)
#Fuerteventura
uuri(239,39,254,85)
#Gran Canaria
uuri(153,22,178,48)
#Lanzarote
uuri(244,93,258,118)
#La Palma
uuri(17,73,31,94)
#La Gomera
uuri(57,44,70,56)
#El Hierro
uuri(10,20,21,30)
#La Graciosa
uuri(244,120,246,126)
#Alegranza
uuri(244,133,246,135)

# Saared merre
#El Hierro
saar(10,20,21,30,1)
#La Palma
saar(17,73,31,94,1)
#La Gomera
saar(57,44,70,56,1)
#Tenerife
saar(89,38,118,67,1)
#Gran Canaria
saar(153,22,178,48,1)
#Fuerteventura
saar(239,39,254,85,1)
#Lanzarote
saar(244,93,258,118,1)
#La Graciosa
saar(244,120,246,126,1)
#Alegranza
saar(244,133,246,135,1)
jookse(aeg=2000, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

plot.maa()
write.table(rikkus, file="TULEMUS1_Kanaarid_vanuset.txt")

```

Kanaarid vanusega, elupaikade mitmekesisuseta

```

###Kanaarid vanus
# Kustutame malu tyhaks
rm(list = ls())
# Loome funktsioonid mallu
source("madli_simul.R")
# Loome maailma, 100 liiki algsese liigifondi
algus(x=300, y=150, liike=100)

# Uurimisalad

```

```

#Tenerife
uuri(89,38,118,67)
#Fuerteventura
uuri(239,39,254,85)
#Gran Canaria
uuri(153,22,178,48)
#Lanzarote
uuri(244,93,258,118)
#La Palma
uuri(17,73,31,94)
#La Gomera
uuri(57,44,70,56)
#El Hierro
uuri(10,20,21,30)
#La Graciosa
uuri(244,120,246,126)
#Alegranza
uuri(244,133,246,135)

# Saared merre
#Fuerteventura
saar(239,39,254,85,1)
jookse(aeg=500, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Gran Canaria
saar(153,22,178,48,1)
#Lanzarote
saar(244,93,258,118,1)
jookse(aeg=340, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Tenerife
saar(89,38,118,67,1)
jookse(aeg=160, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#La Gomera
saar(57,44,70,56,1)
jookse(aeg=800, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#La Palma
saar(17,73,31,94,1)
jookse(aeg=100, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#El Hierro
saar(10,20,21,30,1)
#La Graciosa
saar(244,120,246,126,1)
#Alegranza
saar(244,133,246,135,1)
jookse(aeg=100, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

plot.maa()
write.table(rikkus, file="TULEMUS1_Kanaarid_vanusega.txt")

```

Kanaarid vanuseta, elupaikade mitmekesisusega

```

###Kanaarid elupaigad
# Kustutame malu tyhaks
rm(list = ls())
# Loeme funktsioonid mallu
source("madli_simul.R")

```

```
# Loome maailma, 100 liiki algsese liigifondi  
algus(x=300, y=150, liike=100)
```

```
# Uurimisalad  
#Tenerife  
uuri(89,38,118,67)  
#Fuerteventura  
uuri(239,39,254,85)  
#Gran Canaria  
uuri(153,22,178,48)  
#Lanzarote  
uuri(244,93,258,118)  
#La Palma  
uuri(17,73,31,94)  
#La Gomera  
uuri(57,44,70,56)  
#El Hierro  
uuri(10,20,21,30)  
#La Graciosa  
uuri(244,120,246,126)  
#Alegranza  
uuri(244,133,246,135)
```

```
# Saared merre  
#El Hierro  
saar(13,22,18,28,2)  
saar(10,20,21,22,1)  
saar(10,28,21,30,1)  
saar(10,22,13,28,1)  
saar(18,22,21,28,1)  
#La Palma  
saar(17,73,31,78,1)  
saar(21,78,27,89,2)  
saar(17,89,31,94,1)  
saar(17,78,21,89,1)  
saar(27,78,31,89,1)  
#La Gomera  
saar(60,47,67,53,2)  
saar(57,44,70,47,1)  
saar(57,53,70,56,1)  
saar(57,47,60,53,1)  
saar(67,47,70,53,1)  
#Tenerife  
saar(96,45,111,60,2)  
saar(89,38,118,45,1)  
saar(89,45,96,60,1)  
saar(89,60,118,67,1)  
saar(111,45,118,60,1)  
#Gran Canaria  
saar(159,29,172,41,2)  
saar(153,22,178,29,1)  
saar(153,41,178,48,1)  
saar(153,29,159,41,1)  
saar(172,29,178,41,1)  
#Fuerteventura  
saar(239,39,254,85,1)  
#Lanzarote  
saar(244,93,258,118,1)  
#La Graciosa  
saar(244,120,246,126,1)  
#Alegranza
```

```

saar(244,133,246,135,1)
jookse(aeg=2000, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

plot.maa()
write.table(rikkus, file="TULEMUS1_Kanaarid_kõrgustega.txt")

```

Kanaarid vanusega, elupaikade mitmekesisusega

```

###Kanaarid vanus, elupaigad
# Kustutame malu tyhaks
rm(list = ls())
# Loeme funktsioonid mallu
source("madli_simul.R")
# Looeme maailma, 100 liiki algsese liigifondi
algus(x=300, y=150, liike=100)

# Uurimisalad
#Tenerife
uuri(89,38,118,67)
#Fuerteventura
uuri(239,39,254,85)
#Gran Canaria
uuri(153,22,178,48)
#Lanzarote
uuri(244,93,258,118)
#La Palma
uuri(17,73,31,94)
#La Gomera
uuri(57,44,70,56)
#El Hierro
uuri(10,20,21,30)
#La Graciosa
uuri(244,120,246,126)
#Alegranza
uuri(244,133,246,135)

# Saared merre
#Fuerteventura
saar(239,39,254,85,1)
jookse(aeg=500, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Gran Canaria
saar(159,29,172,41,2)
saar(153,22,178,29,1)
saar(153,41,178,48,1)
saar(153,29,159,41,1)
saar(172,29,178,41,1)
#Lanzarote
saar(244,93,258,118,1)
jookse(aeg=340, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#Tenerife
saar(96,45,111,60,2)
saar(89,38,118,45,1)
saar(89,45,96,60,1)
saar(89,60,118,67,1)
saar(111,45,118,60,1)
jookse(aeg=160, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#La Gomera

```



```

saar(60,47,67,53,2)
saar(57,44,70,47,1)
saar(57,53,70,56,1)
saar(57,47,60,53,1)
saar(67,47,70,53,1)
jookse(aeg=800, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#La Palma
saar(17,73,31,78,1)
saar(21,78,27,89,2)
saar(17,89,31,94,1)
saar(17,78,21,89,1)
saar(27,78,31,89,1)
jookse(aeg=100, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)
#El Hierro
saar(13,22,18,28,2)
saar(10,20,21,22,1)
saar(10,28,21,30,1)
saar(10,22,13,28,1)
saar(18,22,21,28,1)
#La Graciosa
saar(244,120,246,126,1)
#Alegranza
saar(244,133,246,135,1)
jookse(aeg=100, hairing=0.1, levi=0.4, evol=0.01, migr=0.01,
konkurents=TRUE, elurikkus=TRUE, joonis=FALSE)

plot.maa()
write.table(rikkus, file="TULEMUS1_Kanaarid_kõrgusvanusega.txt")

```

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Madli Jõks,
(sünnikuupäev: 17.09.1989)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Ookeanisaarestike elurikkus: arvutisimulatsiooni vastavus tegelikkusele“, mille juhendaja on Meelis Pärtel,

- 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **25.05.2014**